

# PUCRS

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCIÊNCIAS – ZOOLOGIA

EVOLUÇÃO DE PADROES COMPORTAMENTAIS EM *GYMNOGEOPHAGUS*

MIRANDA-RIBEIRO, 1918 (PISCES, PERCIFORMES, CICHLIDAE)

Walter Luis Alves dos Santos

TESE DE DOUTORADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Av. Ipiranga, 6681 - Caixa Postal 1429

Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564

[www.pucrs.br](http://www.pucrs.br)

CEP 90619-900 Porto Alegre - RS

Brasil

2002

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL**

**FACULDADE DE BIOCÊNCIAS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS – ZOOLOGIA**

**EVOLUÇÃO DE PADRÕES COMPORTAMENTAIS EM *GYMNOGEOPHAGUS***

**MIRANDA-RIBEIRO, 1918 (PISCES, PERCIFORMES, CICHLIDAE)**

**Walter Luis Alves dos Santos**

**Orientador: Dr. Roberto E. Reis**

**TESE DE DOUTORADO**

**PORTO ALEGRE – RS – BRASIL**

**2002**

## Sumário

Resumo .....	iii
Abstract .....	iv
Apresentação.....	v
Capítulo I – Análise das relações filogenéticas das espécies de <i>Gymnogeophagus</i> Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae) baseada em caracteres etológicos .....	01
Capítulo II - Comportamento reprodutivo de <i>Gymnogeophagus</i> Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).....	40
Capítulo III – Ações multipropositais em <i>Gymnogeophagus</i> Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae): implicações na pesquisa etológica .....	58
Conclusões gerais .....	75

## Resumo

O presente estudo analisou o comportamento dos peixes ciclídeos neotropicais *Gymnogeophagus* objetivando esclarecer suas relações filogenéticas, suas formas de reprodução e de cuidado parental, e subsidiar a discussão acerca da implicação das ações multipropositais na pesquisa etológica. Doze espécies de *Gymnogeophagus* foram capturadas em seu ambiente natural e observadas em laboratório. Outras quatro espécies de ciclídeos sul-americanos foram adquiridas e utilizadas como parâmetro comparativo. Os cladogramas gerados com auxílio do programa PAUP\* foram comparados com as duas hipóteses filogenéticas anteriores e demonstraram que a filogenia baseada em caracteres comportamentais é parcialmente congruente com aquelas obtidas a partir de caracteres morfológicos e moleculares. Os resultados corroboram a proposição anterior de uma divisão basal entre incubadores de substrato e incubadores bucais tardios. O estudo do comportamento reprodutivo tornou claro que, embora o comportamento de corte, desova e fertilização sejam muito semelhantes, o cuidado parental com ovos e jovens é realizado de duas formas distintas. As espécies que formam casais monogâmicos realizam cuidado biparental através de incubação de ovos e larvas no substrato e as espécies que realizam cuidado monoparental formam grupos poligínicos que realizam incubação bucal tardia de suas larvas. O levantamento de caracteres para a análise filogenética do gênero produziu informações interessantes acerca da ocorrência frequente de ações multipropositais. Estas ações multipropositais falseam a hipótese de que o comportamento é sempre determinado pela função a que se destina e sugerem que o contexto social e os parâmetros físico-químicos tem grande influência no comportamento animal.

Evolution of behavioral patterns in *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, cichlidae)

The present study analyzed the behavior of species of *Gymnogeophagus* aiming to elucidate their phylogenetic interrelationships, their forms of reproduction and parental care, and add to the discussion on the implication of multipurpose actions in the ethological research. Twelve species of *Gymnogeophagus* were collected in their natural habitats and observed in laboratory. Four other species of South American cichid fishes were acquired and used as outgroups. The cladograms generated by the computer program PAUP\* were compared with two previous phylogenetic hypotheses demonstrating that the phylogeny based on behavioral characters is partially congruent with those obtained from morphologic and molecular data. The results corroborate the previous proposition of a basal dichotomy between substrate brooders and delayed mouthbrooders. The study of the reproductive behavior showed that, although the courtship, spawning, and fertilization are very similar, the parental care of eggs and young is accomplished in two different ways. The species that form monogamous couples perform biparental care through incubation of eggs and larvae in the substratum, and the species that show monoparental care form polygynous groups that perform delayed mouthbrooding of their larvae. The study of the behavioral characters for the phylogenetic analysis produced interesting information on the frequent occurrence of multipurpose actions. These multipurpose actions falsify the hypothesis that the behavior is always determined by its objective, and suggest that the social context and the physical-chemical parameters have great influence in animal behavior.

## **Apresentação**

A presente Tese de Doutorado foi realizada na Faculdade de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, sob orientação do Professor Roberto E. Reis.

O intuito do desenvolvimento deste estudo foi esclarecer algumas questões relacionadas ao comportamento das espécies de peixes que integram o gênero *Gymnogeophagus*. A proposta inicial foi estruturada sobre uma investigação eminentemente filogenética que pretendeu esclarecer a correlação entre os caracteres etológicos e a história evolutiva do gênero que já foi objetivo de duas hipóteses filogenéticas consistentes. A primeira destas hipóteses (Reis & Malabarba, 1988) foi baseada em caracteres morfológicos e abordou as sete espécies conhecidas até então. A investigação mais recente (Wimberger et al. 1998) foi construída a partir de caracteres moleculares e analisou também as espécies novas capturadas nos últimos anos.

A análise dos caracteres etológicos subsidiou a produção de um artigo que propõe uma hipótese filogenética construída exclusivamente com caracteres etológicos e discute a evolução de alguns padrões comportamentais, principalmente aqueles relacionados com a reprodução e o cuidado parental. Este artigo se intitula “Análise das relações filogenéticas das espécies de *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae) baseada em caracteres etológicos” e será enviado para a Revista “Neotropical Ichthyology”, uma nova publicação da Sociedade Brasileira de Ictiologia, que se encontra em fase de implantação.

Este estudo permitiu ainda a obtenção de resultados inéditos relacionados a reprodução de seis espécies de *Gymnogeophagus*. Embora estas informações estejam intrinsecamente relacionadas aos aspectos filogenéticos, são suficientemente representativas para a proposição de um segundo artigo intitulado “Comportamento reprodutivo de *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae)” que será enviado para a “Revista de Etologia” uma publicação da Sociedade Brasileira de Etologia.

Um terceiro artigo a ser enviado para a Revista Brasileira de Zoologia, “Ações multipropositais em peixes: implicações na pesquisa etológica” foi ainda proposto como forma de discutir a ocorrência de ações multipropositais nestes peixes. Estas ações comportamentais são aquelas não voltadas exclusivamente para a consecução de um determinado objetivo, sugerindo, assim, uma correlação não necessariamente direta entre uma ação e seu objetivo aparente. Este fenômeno, por sua vez, traz dúvidas sobre a premissa de que o comportamento é sempre determinado pelo objetivo a que se destina.

Tenho dedicado os últimos anos de minha atividade intelectual e profissional ao estudo do comportamento deste interessante grupo de peixes e espero, em alguma medida, contribuir para o conhecimento de seu comportamento, de sua filogenia e para a discussão das questões evolutivas que ainda nos intrigam.

Reis, R. E. & L. R. Malabarba, 1988. Revision of neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). Rev. Bras. Zool., 4: 259-305.

Wimberger, P., R.E. Reis & K. Thornton, 1998. Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). Pp. 509-518. In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. S. Lucena (eds) Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Edipucrs, Porto Alegre, 603p.

**Análise das relações filogenéticas das espécies de *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918  
(Pisces, Perciformes, Cichlidae) baseada em caracteres etológicos.**

Walter L. A. Santos

Universidade Federal de Santa Catarina

Departamento de Ecologia e Zoologia - CCB

Campus Universitário

88010-970 - Florianópolis, SC

Email: [walters@ccb.ufsc.br](mailto:walters@ccb.ufsc.br)

Roberto E. Reis

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Av. Ipiranga, 6681

Caixa Postal 1429

90619-900 Porto Alegre, RS

Email: [reis@pucrs.br](mailto:reis@pucrs.br)



## Resumo

A investigação do comportamento de 12 espécies do gênero de ciclídeos neotropicais *Gymnogeophagus* e grupos externos, subsidiou a proposição de uma hipótese filogenética baseada em caracteres comportamentais. Foram estudados 45 caracteres etológicos determinados em laboratório durante sessões padronizadas de observação realizadas em 1999 e 2000. O tratamento dos caracteres através do programa PAUP\* revelou clados que parcialmente corroboram hipóteses filogenéticas anteriores. De acordo com a presente hipótese, as espécies novas A, B e C, se apresentam reunidas em uma politomia terminal com *G. gymnogenys*. Este clado apresenta-se como grupo-irmão de outro clado composto por *G. labiatus*, *G. lacustris* e mais as espécies novas D e E. *Gymnogeophagus balzanii* surge como grupo irmão dos clados acima e, compondo um clado basal, aparecem as espécies *G. rhabdotus*, *G. meridionalis* e a espécie nova F. Este último clado reúne espécies que realizam incubação de ovos no substrato enquanto as demais espécies compartilham o cuidado parental caracterizado pela incubação bucal tardia de ovos e filhotes.

## Abstract

A behavioral study of 12 species of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* and related outgroups allowed the proposition of a phylogenetic hypothesis based on ethological features. Forty five ethological character were found during standardized observation sessions in laboratory conducted in 1999 and 2000. The character analyses used PAUP\* and revealed a number of clades partially corroborating previous morphological and molecular phylogenetic hypotheses. According to the present hypothesis, the undescribed species A, B, and C form a partially unresolved polytomy with *Gymnogeophagus gymnogenys*. That clade is sister to a second clade composed by *G. labiatus*, *G. lacustris*, and the undescribed species D and E. *Gymnogeophagus balzanii* appears as the sister taxon to the clade formed by all the species above and, composing the most basal clade are the species *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, and the

undescribed species F. This last, basal clade includes the substrate brooder species, while the remaining species share the specialized parental care of delayed mouth brooding of eggs and fry.

## Introdução

Os peixes são os vertebrados mais antigos e numerosos. Mais de 20.000 espécies são conhecidas, a maioria das quais vive em águas tropicais. A água doce comporta cerca de 8.500 espécies (mais de 40%), a maioria nos vastos sistemas de rios e lagos tropicais (Lowe-McConnell, 1999).

O esclarecimento das relações evolutivas dos peixes apresenta algumas peculiaridades. Trezentos e cinquenta anos após as primeiras descrições de peixes de água doce nas Américas do Sul e Central, nossa compreensão sobre a evolução desta fauna permanece limitada por dois obstáculos relacionados: 1) a escassez de informações sobre as relações filogenéticas dentro e entre os muitos grupos de peixes destas áreas, e 2) a informação fragmentada quanto à diversidade ao nível específico da maior parte dos táxons habitantes desta região (Vari & Malabarba, 1998). A família Cichlidae, para citar somente um exemplo, apresenta mais de 500 espécies nativas das Américas do Sul e Central (Kullander, 1998).

Entre os diversos conjuntos de caracteres que podem ser utilizados para a reconstrução de filogenias encontram-se os comportamentais ou etológicos. Assim, certas sequências de movimentos que são características de espécies, gêneros e outras unidades taxonômicas (Lorenz, 1995; Eibesfeldt, 1979), podem ser analisadas como caracteres, e permitem delinear a trajetória de sua evolução da mesma forma como com quaisquer outros caracteres (Pinna, 1997). Nos últimos anos alguns pesquisadores tem investigado o comportamento de peixes a partir da perspectiva filogenética. Entre estes, McLennan et al. (1988) analisaram a congruência entre cladogramas derivados de dados bioquímicos, morfológicos e etológicos de peixes da família Gasterosteidae, encontrando dados que demonstram claramente que caracteres comportamentais são úteis na

avaliação das relações filogenéticas. Conforme estes autores, comportamento é um dos aspectos do fenótipo individual. Entrelaçado com ontogenia, fisiologia e morfologia e, assim, sujeito às mesmas limitações, ele deve mudar na medida que reflete relações filogenéticas subjacentes. Por outro lado, Wimberger & Queiroz (1996) compararam níveis de homoplasia em caracteres morfológicos e comportamentais de diversos grupos animais, baseados no pressuposto de que os níveis de homoplasia são inversamente relacionados à utilidade para estimativas filogenéticas. Seus resultados forneceram validação quantitativa para o uso de caracteres comportamentais nas reconstruções filogenéticas.

Os ciclídeos habitam ecossistemas lóticos e lênticos, principalmente da África e da América do Sul e Central, embora alguns poucos grupos ocorram em Madagascar, Irã, Sri Lanka e Índia. Várias espécies destes peixes possuem hábito alimentar omnívoro, mas algumas delas, como *Cichla* e *Crenicichla*, são hábeis predadoras enquanto outras consomem basicamente vegetais, especialmente algas (Mills & Vevers, 1986; Lowe-McConnell, 1999). Embora a mais famosa radiação evolutiva dos ciclídeos tenha ocorrido nos lagos africanos, existem radiações menores na América do Sul (Fryer & Iles, 1972; Wimberger et al., 1998). Nesta parte do continente americano, a família Cichlidae está representada por aproximadamente 400 espécies, distribuídas em 50 gêneros. A análise de um grande número de caracteres morfológicos de táxons recentes suporta um agrupamento monofilético neotropical (Kullander, 1998; Wimberger et al., 1998).

Entre estes, o gênero *Gymnogeophagus* foi proposto por Miranda Ribeiro (1918) para acomodar *Geophagus balzanii*, do sul do Brasil. Gosse (1976) revisou o gênero e adicionou *G. gymnogenys*, *G. rhabdotus* e *G. australis*. Em seguida, Kullander (1981) resgatou *G. labiatus* da sinonímia de *G. gymnogenys*, ampliando para cinco o número de espécies. Reis & Malabarba (1988) revisaram o gênero descrevendo duas novas espécies: *G. lacustris*, da região costeira do sul do Brasil e *G. meridionalis*, dos sistemas do baixo rio Paraná e rio Uruguai, e propuseram a primeira hipótese filogenética para as espécies deste gênero. Reis et al. (1992), finalmente,

descreveram *G. setequedas*, do médio rio Paraná, elevando para oito o número de espécies. Recentemente, Wimberger et al. (1998) propuseram uma nova hipótese filogenética para as espécies de *Gymnogeophagus*, baseada em caracteres moleculares, e incluindo cinco espécies não descritas além das acima mencionadas. Existem atualmente seis espécies novas de *Gymnogeophagus* sendo descritas por Luiz Malabarba e Roberto Reis (comun. pess.) que são aqui analisadas e temporariamente denominadas pelas letras A, B, C, D, E e F.

As espécies de *Gymnogeophagus* são encontradas no sul do Brasil, Paraguai, Uruguai e norte da Argentina (Wimberger et al., 1998), ocorrendo nas bacias dos rios Paraná, Paraguai, Uruguai e laguna dos Patos, bem como nas pequenas bacias costeiras do nordeste do Rio Grande do Sul.

O conhecimento sobre o comportamento das espécies de *Gymnogeophagus* é incipiente e não existem informações etológicas sobre *Gymnogeophagus*, exceto aquelas produzidas por Santos (1997, 1998) e algumas contribuições de aquaristas como Casacuberta (comun. pess.).

Os objetivos do presente estudo são (1) contribuir para o conhecimento do comportamento das espécies de *Gymnogeophagus*; e (2) estudar as relações de parentesco entre estas espécies exclusivamente através da análise de caracteres comportamentais, comparando com hipóteses prévias de relacionamento.

## Material e Métodos

As espécies utilizadas neste estudo como grupo interno são: *Gymnogeophagus rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. balzanii*, *G. lacustris*, *G. labiatus* e *G. gymnogenys*, além das seguintes espécies não descritas: *Gymnogeophagus* sp. A, *Gymnogeophagus* sp. B, *Gymnogeophagus* sp. C, *Gymnogeophagus* sp. D, *Gymnogeophagus* sp. E, e *Gymnogeophagus* sp. F. As espécies utilizadas como grupo externo são: *Geophagus brasiliensis*, *Geophagus* sp., *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi*.

Os peixes foram capturados com redes de arrasto e tarrafas em vários pontos do Estado do Rio Grande do Sul e em Santa Catarina, conforme indicado na Fig. 1. *Gymnogeophagus australis* e *G. setequeadas*, respectivamente do baixo e médio rio Paraná, não foram analisadas devido à impossibilidade de sua captura. As espécies *Mikrogeophagus ramirezi*, *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus* sp. foram adquiridas de um comerciante de peixes ornamentais em Florianópolis, SC. Os exemplares estudados são procedentes dos seguintes locais: *Gymnogeophagus balzanii*, rio Uruguai, praia da Formosa, São Marcos, Uruguaiana, RS, 29°30'01"S 56°49'58"W. *Gymnogeophagus gymnogenys*: arroio do Ribeiro, Barra do Ribeiro, RS, 30°22'62"S 51°25'89"W. *Gymnogeophagus labiatus*, rio do Sinos, Praia João Fernandes, Santo Antônio da Patrulha, RS, aprox. 29°47'S 50°19'W. *Gymnogeophagus lacustris*, canal entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Osório, RS, 29°57'57"S 50°13'45"W. *Gymnogeophagus meridionalis*, arroio no Campus da PUCRS, Uruguaiana, RS, 29°50'09"S 57°06'06"W. *Gymnogeophagus rhabdotus*, açude próximo ao Pólo Petroquímico, Triunfo, RS, aprox. 29°50'S 51°23'W. *Gymnogeophagus* sp. A, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W. *Gymnogeophagus* sp. B, rio Santa Maria, Rosário do Sul, RS, 30°15'01"S 54°54'74"W. *Gymnogeophagus* sp. C, arroio Sarandi, Quaraí, RS, 30°34'23"S 56°04'05"W. *Gymnogeophagus* sp. D, arroio Ximbocuzinho, São Luiz Gonzaga, RS, 28°27'03"S 54°57'31"W. *Gymnogeophagus* sp. E, rio Dourado, Aratiba, RS, 27°30'00"S 52°12'38"W. *Gymnogeophagus* sp. F, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W. *Geophagus brasiliensis*, lagoa da Capivara, Laguna, SC, aprox. 28°22'S 48°43'W.

Os peixes capturados foram transportados para o laboratório em sacos plásticos de 15 litros contendo aproximadamente três litros de uma mistura de 50% de água do local de captura e 50% de água tratada, desclorada, aerada e com salinidade de 0,3%. Estes sacos foram acondicionados em caixas de isopor e entre eles foram adicionados cubos de gelo para manter a temperatura baixa. Periodicamente o fundo dos sacos foi sifonado e houve reposição de água tratada. No laboratório, grupos de seis indivíduos de cada espécie foram transferidos para aquários de observação

padronizados com volume de 112 litros (0,80 m de comprimento, 0,35 m de largura e 0,40 m de altura). Estes aquários dispunham de fotoperíodo controlado de 11 horas diárias e filtro biológico. Não houve controle de temperatura que, desta forma, oscilou entre 11 °C no inverno e 28 °C no verão, conforme determinado em medidas diurnas. Na maioria das espécies foi mantida uma razão sexual de 1:1, ou seja, três machos para três fêmeas. Entretanto, nas espécies monogâmicas em que o dimorfismo sexual é muito discreto, esta razão nem sempre foi exata.

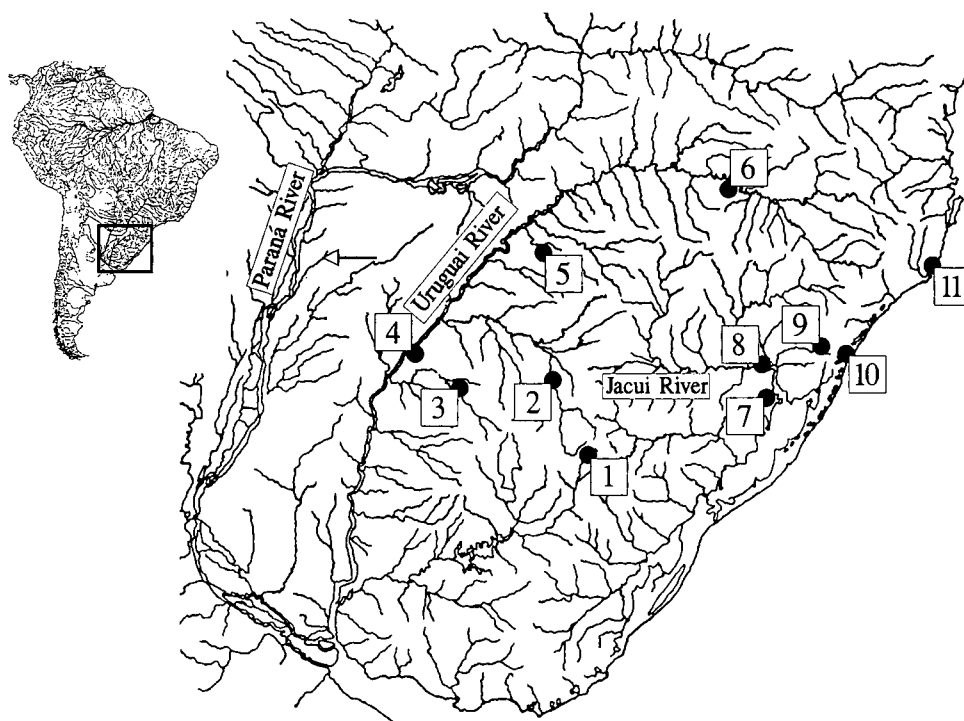


Figura 1. Localização dos pontos de coleta dos exemplares de *Gymnogeophagus* utilizados no estudo do comportamento. 1 - *Gymnogeophagus* sp. A e *Gymnogeophagus* sp. F., 2 - *Gymnogeophagus* sp. B, 3 - *Gymnogeophagus* sp. C, 4 - *G. balzanii* e *G. meridionalis*, 5 - *Gymnogeophagus* sp. D, 6 - *Gymnogeophagus* sp. E, 7 - *G. gymnogenys*, 8 - *Gymnogeophagus rhabdotus*, 9 - *G. labiatus*, 10 - *G. lacustris* e 11 - *Geophagus brasiliensis*.

As sessões de observação foram realizadas entre fevereiro de 1999 e setembro de 2000. Dez espécies foram analisadas em 1999 e outras seis em 2000. O método usado foi a observação

direta durante intervalos de 30 minutos por espécie, três a quatro vezes por semana totalizando, em média, 23 horas de observação por espécie. O registro descritivo foi realizado com auxílio de um anteparo móvel opaco de tecido preto com 1,20 m de largura por 1,80 m de altura que continha uma abertura de 20 cm de largura por 6 cm de altura por onde o observador fazia o contato visual e também algumas filmagens em VHS. Os filmes não foram considerados para o cálculo do tempo médio de observação e somam 30 horas distribuídas entre as 16 espécies analisadas. Estes filmes estão depositados no Laboratório de Etologia de Peixes, Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina. Alguns exemplares de cada espécie foram fixados com solução de formol 10% e, posteriormente, preservados em solução de álcool 70%. Estes exemplares também se encontram no Laboratório de Etologia de Peixes da UFSC.

Os caracteres mecânicos, cromáticos, interações sociais e as taxias propostos neste estudo, foram analisados pelo programa “PAUP\* – Phylogenetic Analysis Using Parsimony” version 4.0 (Swofford, 2001), usando-se o algoritmo “branch-and-bound”. Todos os caracteres foram considerados desordenados e tiveram o mesmo peso. As decisões de polarização foram baseadas em comparação com o grupo externo. Esta escolha considerou as informações de Kullander (1998) e Wimberger et al. (1998).

Durante as análises preliminares, *Mikrogeophagus ramirezi* apareceu entre as espécies do gênero *Gymnogeophagus*, devido ao número considerável de caracteres que compartilhou com várias espécies de *Gymnogeophagus* e à existência de uma única sinapomorfia etológica para este gênero. Com a finalidade de manter *Gymnogeophagus* monofilético, como amplamente demonstrado por Reis & Malabarba (1988) e Wimberger et al. (1998), optou-se por usar um “constraint” forçando a monofilia do gênero na análise final.

A opção de otimização utilizada foi ACCTRAN (Swofford & Maddison, 1987). Assim, quando o número de passos requerido pelo caráter foi igual, privilegiou-se a origem anterior de

um caráter, seguida de uma reversão, em detrimento de duas origens homoplásticas. A técnica do consenso estrito foi utilizada para sumarizar as informações filogenéticas das três árvores encontradas nas análises. O consenso estrito transpõe para a árvore de consenso apenas os grupos monofiléticos que estão presentes em todos os cladogramas igualmente parcimoniosos que o originaram e isto, apesar de conferir maior confiabilidade à hipótese de trabalho, evidentemente, pode implicar em perda de informação.

## Resultados

Foram analisados 45 caracteres etológicos. Entre estes, 36 apresentaram somente dois estados enquanto os outros 9 revelaram três estados. Os três últimos caracteres da lista foram compilados do trabalho de Wimberger et al. (1998). Todos os caracteres são listados a seguir juntamente com a descrição detalhada de seus estados e as respectivas espécies que os compartilham.

**1 – Deslocamento usual.** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis*, *G. balzanii*, *G. sp. A* e *G. sp. D*, bem como *Mikrogeophagus ramirezi* do grupo externo, apresentam um deslocamento usual via arranque e parada repentinos (estado 1). Neste caso, o peixe abandona a posição estacionária de forma repentina, aumenta abruptamente sua velocidade, gerando um movimento denominado “surto”. Alternativamente, as demais espécies apresentam um comportamento de deslocamento via arranque e parada graduais (estado 0), quando os indivíduos alteram a sua posição espacial abandonando a posição estacionária e aumentando a sua velocidade gradualmente. Duas espécies (*G. balzanii* e *G. sp. D*) apresentaram os dois estados. Os deslocamentos provocados por eventos de ameaça, confronto, ruído sonoro e/ou vibração foram desconsiderados.



**2 – Posição da nadadeira caudal após ruídos ou vibrações:** Normalmente as espécies de *Gymnogeophagus* bem como as do grupo externo mantêm a nadadeira caudal alinhada com o eixo ântero-posterior do corpo em estado de alerta (estado 0). Entretanto, em *G. balzanii*, *G. gymnogenys*, *G. sp. A*, *G. sp. C*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, a nadadeira caudal é mantida oblíqua ou perpendicular ao eixo antero-posterior do corpo durante o estado de alerta (estado 1). Quatro espécies (*G. balzanii*, *G. sp. A*, *G. sp. D* e *G. sp. E*) apresentaram os dois estados, variando sua resposta conforme a intensidade ou a natureza do ruído. A posição da nadadeira caudal após ruídos variáveis e aleatórios foi determinada pela situação de alerta que se seguiu às interferências no meio aquático. Três das seis espécies que mantinham a caudal oblíqua ou perpendicular após ruído (*G. balzani*, *G. sp. A* e *G. sp. D*) também realizam surtos, um movimento que deve muito à ação desta nadadeira.

**3 - Sincronismo de batimento entre o lobo superior da nadadeira caudal e a parte flexível da nadadeira dorsal quando estacionário:** *Gymnogeophagus rhabdotus*, *G. balzanii*, *G. sp. E* e *G. sp. F*, bem como as espécies do grupo externo, apresentam um batimento sincrônico coincidente, isto é, movimento simultâneo das nadadeiras caudal e dorsal para o mesmo lado do corpo (estado 0). O batimento sincrônico inverso, movimento em que as nadadeiras envolvidas batem simultaneamente para lados opostos (estado 1) é apresentado pelas demais espécies. Duas espécies (*G. sp. E* e *Geophagus brasiliensis*) apresentaram os dois estados.

**4 - Correlação entre frequência de batimento da nadadeira peitoral e presença de ondulação da nadadeira caudal:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, assim como o grupo externo, aumentam a ondulação da nadadeira caudal quando elevam o batimento das peitorais, apresentando uma correlação diretamente proporcional entre estas duas variáveis (estado 0). Por outro lado, *G. sp. A* e *G. sp. B* diminuem ou excluem a ondulação da nadadeira caudal quando

elevam o batimento das peitorais, o que revela uma correlação inversamente proporcional entre as variáveis (estado 1).

**5 - Frequência de batimento das nadadeiras peitorais quando estacionários:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, além dos grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus* sp., apresentam baixa frequência de batimento das nadadeiras peitorais quando estacionários (estado 0). Por outro lado, *Gymnogeophagus* sp. A, *G.* sp. B, *G.* sp. D e o grupo externo *Mikrogeophagus ramirezi* apresentam alta frequência de batimento das peitorais quando estacionários (estado 1). *Gymnogeophagus* sp. A apresentou os dois estados deste caráter. Considerou-se frequência baixa aquela igual ou inferior a três batidas por segundo, enquanto a frequência alta foi determinada pelo batimento superior a três batidas por segundo.

**6 - Intervalo de tempo de imobilização subsequente ao alerta:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis*, *G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. gymnogenys*, *G.* sp. B e *G.* sp. F, bem como os grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus* sp., apresentam um reduzido intervalo de tempo de imobilização subsequente ao alerta (estado 1). Entretanto, as demais espécies apresentaram um elevado tempo de imobilização após o alerta (estado 0). Duas espécies (*G. meridionalis* e *G. gymnogenys*) apresentaram os dois estados. O alerta foi provocado por ruídos e/ou vibrações externos que interferiram no meio aquático. O intervalo de tempo que o peixe se manteve imóvel foi quantificado imediatamente após as interferências. O estado reduzido (1) se referiu a intervalos de tempo de 0 à 30 segundos, enquanto o estado elevado (0) foi definido por intervalos maiores que 30 segundos.

**7 - Distribuição espacial quando alerta:** As espécies de *Gymnogeophagus* se deslocam para o fundo quando em estado de alerta (estado 1). Os grupos externos *Geophagus brasiliensis*

*Mikrogeophagus ramirezi* e *Apistogramma hippolytae* se deslocam para a superfície (estado 0). O alerta causa uma alteração da distribuição espacial. A partir desta nova distribuição se inicia a imobilização subsequente ao alerta, tratada no caráter anterior. Em *Gymnogeophagus* ficou evidente a tendência em procurar imediatamente o fundo durante os eventos de alerta. O estado de *Geophagus* sp. é desconhecido. A Fig. 2 mostra exemplares de *Gymnogeophagus balzanii* “alertas” próximo ao fundo, imóveis, agrupados, íris vermelhas e nadadeiras estendidas.

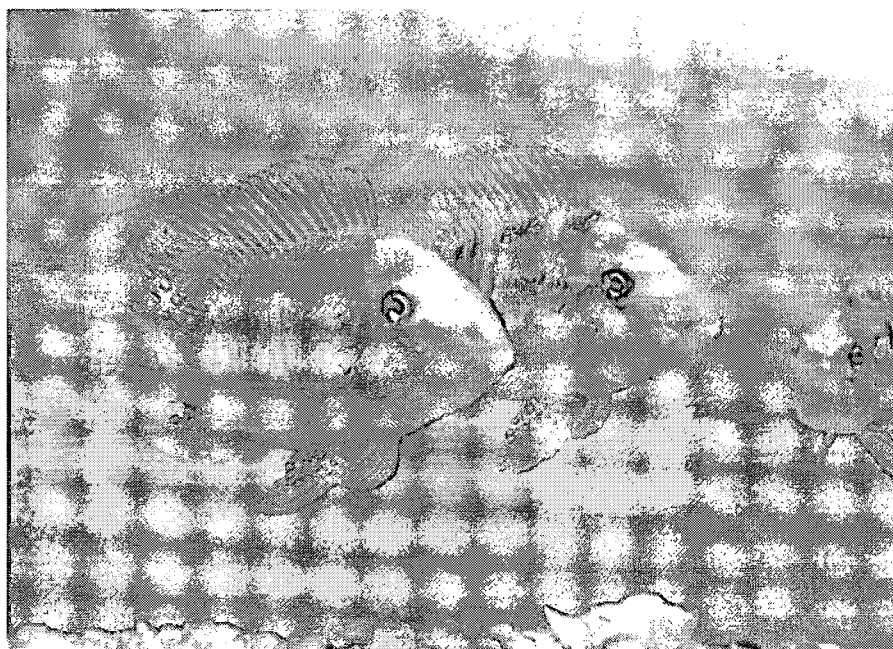


Figura 2. Exemplares de *Gymnogeophagus balzanii* na posição típica do estado de alerta, próximos ao fundo, estacionários, agrupados, com a íris vermelha e as nadadeiras estendidas.

**8 - Escurecimento dos olhos do agressor durante agonismo:** Os indivíduos agressores das espécies *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. lacustris*, *G. balzanii* e *G. sp. F*, bem como dos grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus* sp., não escurecem os olhos durante o agonismo (estado 0). As demais espécies, no entanto, escurecem os olhos durante agonismo (estado 1). Quatro espécies (*G. meridionalis*, *G. lacustris*, *G. balzanii* e *A. hippolytae*) apresentaram dois estados deste caráter. Este escurecimento foi geralmente estabelecido em um intervalo de tempo menor que cinco segundos. Os olhos do agressor voltaram

à cor inicial, geralmente amarelo, somente após o término do agonismo. O indivíduo antagonizado também escureceu os olhos nos casos em que enfrentou o agressor.

**9- Intensificação de barras transversais tangentes à mancha lateral:** As espécies *G.*

*meridionalis*, *G. rhabdotus*, *G. balzanii* e *G. sp. F*, além do grupo externo *Geophagus sp.*

apresentam intensificação de duas barras transversais tangentes à mancha lateral (estado 1). A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, entretanto, não apresenta esta intensificação (estado 0). Estas duas barras, transversais em relação ao eixo ântero-posterior do corpo e tangentes à mancha lateral, se acentuam quando estímulos como alimento, luta ou corte se apresentam. Estas barras apresentam coloração variando entre branco, rosa e amarelo, embora tenham forma e localização idênticas.

**10 - Extensão da barra longitudinal preta em indivíduo submisso:** Os indivíduos submissos de *G. labiatus* e *G. sp. D*, assim como dos grupos externos, apresentam uma barra longitudinal preta que se estende do olho ao pedúnculo caudal (estado 0). Em *G. balzanii* e *G. gymnogenys* esta barra se estende da abertura opercular à mancha lateral (estado 2). Esta barra inexiste nas demais espécies (estado 1). A barra longitudinal foi apresentada por indivíduos submissos, especialmente quando ameaçados, perseguidos e/ou atacados por coespecíficos. Esta barra apresenta comprimentos diferentes entre as espécies embora seja idêntica em coloração e localização.

**11 - Relação entre o posicionamento superior na coluna d'água e a apresentação de barras transversais escuras:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp.*, apresentam relação diretamente proporcional entre o posicionamento superior na coluna d'água e a apresentação de barras transversais escuras, isto é, o indivíduo apresenta ou acentua as barras conforme se eleva na coluna d'água (estado 2).

*Gymnogeophagus balzanii* e os grupos externos *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi* apresentam relação inversamente proporcional entre as duas variáveis (estado 0), sendo que as barras são atenuadas ou excluídas conforme o indivíduo se eleva na coluna d'água. As demais espécies não apresentam relação aparente (estado 1). *Gymnogeophagus labiatus* apresenta dois estados (1 e 2).

## 12 - Relação entre o posicionamento inferior do peixe na coluna d'água e a apresentação de

**barra longitudinal preta:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. gymnogenys*, *G. sp. A*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. D*, assim como os grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus sp.*, apresentam relação diretamente proporcional entre o posicionamento inferior na coluna d'água e a apresentação de uma barra longitudinal preta, isto é, a barra é apresentada ou acentuada conforme o indivíduo desce na coluna d'água (estado 0).

*Gymnogeophagus lacustris* e os grupos externos *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi*, entretanto, apresentam relação inversamente proporcional, sendo que a barra é atenuada ou excluída conforme o indivíduo desce na coluna d'água (estado 2). As demais espécies não apresentam relação aparente (estado 1). O grupo externo *Apistogramma hippolytae* apresenta dois estados (0 e 2).

## 13 - Relação entre a apresentação de barras transversais e apresentação de barra

**longitudinal:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. gymnogenys*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. D*, bem como os grupos externos, apresentam relação inversamente proporcional entre a apresentação de barras transversais e a apresentação de uma barra longitudinal, isto é, um tipo de barra é atenuado ou excluído conforme o outro tipo respectivamente se apresenta ou acentua (estado 0). Por outro lado, *G. balzanii*, *G. labiatus*, *G. sp. A* e *G. sp. D* apresentam relação diretamente proporcional, isto é, um tipo de barra é atenuado

ou acentuado conforme o outro tipo é respectivamente atenuado ou acentuado (estado 1). As demais espécies não apresentam relação aparente entre as duas variáveis (estado 2).

*Gymnogeophagus* sp. D apresenta dois estados (0 e 1), e o estado de *Gymnogeophagus* sp. E é desconhecido.

**14 - Relação entre a apresentação de barra longitudinal e a submissão:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus* sp., apresentam relação inversamente proporcional entre a apresentação de uma barra longitudinal e a submissão, isto é, a barra é atenuada conforme aumenta a submissão (estado 0). Entretanto, *G. labiatus*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi*, apresentam relação diretamente proporcional, isto é, a barra é acentuada conforme aumenta a submissão (estado 1). O aumento da submissão pode ser aferido pela elevação do indivíduo na coluna d'água e pelo abaixamento das nadadeiras. *Gymnogeophagus* sp. F não apresenta relação aparente entre as duas variáveis consideradas (estado 2). Duas espécies apresentam os estados 0 e 1 (*A. hippolytae* e *G. sp. E*).

**15 - Predominância da cor laranja em indivíduos que tem o segundo maior porte:** Em algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. lacustris*, *G. sp. C* e *G. sp. E*, o indivíduo que possui o segundo maior porte do grupo apresenta um predomínio de coloração laranja no corpo (estado 1). Na maioria dos *Gymnogeophagus*, bem como nos grupos externos, entretanto, esta predominância está ausente (estado 0). Esta coloração surgiu gradualmente após a formação do sexteto e os outros indivíduos do grupo não a apresentaram.

**16 - Relação entre a apresentação de barra transversal preta cruzando o olho e o opérculo (barra cruzop) e barras transversais tangentes à mancha lateral:** Algumas espécies de

*Gymnogeophagus* como *G. meridionalis* e *G. rhabdotus* apresentam relação diretamente proporcional entre a apresentação de uma barra transversal preta cruzando o olho e o opérculo e barras transversais tangentes à mancha lateral, isto é, um tipo de barra é atenuado ou excluído conforme o outro tipo é atenuado ou excluído (estado 1). O grupo externo *Geophagus* sp. apresenta relação inversamente proporcional (estado 2). A maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi*, não apresentam relação aparente entre as duas variáveis consideradas (estado 0).

**17 - Presença de faixa preta na extremidade distal da nadadeira dorsal:** Geralmente as espécies de *Gymnogeophagus* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis* apresentam uma faixa preta na extremidade distal da nadadeira dorsal (estado 1). *Gymnogeophagus lacustris*, *G. labiatus*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, além dos grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus* sp., não apresentam esta faixa (estado 0). Esta faixa revelou forte relação com o “status” hierárquico dos indivíduos e surgiu, após a formação do sexteto, em indivíduos dominantes e, em algumas espécies, em fêmeas reprodutivas.

**18 - Ângulo formado entre o eixo ântero-posterior do animal e o plano horizontal durante a parada imediatamente anterior ao arranque agressivo de indivíduo territorial:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus* mantém um ângulo de trinta graus entre o eixo do corpo e o plano horizontal durante a parada anterior ao ataque (estado 1). *Gymnogeophagus* sp. E apresenta um ângulo de 45 graus neste mesmo contexto (estado 2). No entanto, algumas espécies como *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. sp. C* e *G. sp. F*, assim como o grupo externo *Geophagus brasiliensis*, não formam ângulo com o solo (estado 0). Duas espécies apresentam dois estados - *G. sp. C* (0 e 1) e *G. sp. E* (1 e 2). Os estados de sete espécies (*G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. sp. A*,

*G. sp. D*, *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus* sp. e *Geophagus* sp.) são desconhecidos. Os indivíduos territoriais que taxiam antes de arrancar para atacar seus coespecíficos, mantiveram a cabeça voltada para baixo.

**19 - Ângulo máximo formado entre o eixo ântero-posterior do corpo do submisso e a horizontal:** O deslocamento para a superfície é um dos primeiros sinais de submissão. Quando os peixes dominantes aumentam a pressão, via agressões, os submissos taxiam voltando a cabeça para cima assumindo ângulos com a horizontal que variam conforme a espécie. As espécies *G. rhabdotus*, *G. sp. A*, *G. sp. B* e *G. sp. D* formam um ângulo máximo de 30 graus (estado 1). Os indivíduos submissos de *Gymnogeophagus* sp. C e do grupo externo *Geophagus brasiliensis* formam um ângulo de até 90 graus entre o eixo do corpo e a horizontal (estado 2). No entanto, os indivíduos submissos da maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, assim como dos grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus* sp., não formam um ângulo entre o eixo do corpo e a horizontal (estado 0).

**20 - Varredura do substrato com as nadadeiras anal e caudal:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. gymnogynys*, *G. sp. D* e *G. sp. F*, bem como o grupo externo, não realizam varredura (estado 0). As demais espécies de *Gymnogeophagus* realizam varredura do substrato abanando as nadadeiras anal e caudal rente ao chão (estado 1). Esta varredura ocorre em diferentes contextos como durante a alimentação, em períodos que antecedem eventos reprodutivos e após a desova. A varredura pode ser realizada em diferentes intensidades mas apresenta forma constante e isto permite sua distinção.

**21 - Manutenção de coespecíficos submissos e/ou menores na interface dos territórios por ação de indivíduos dominantes e/ou maiores:** Os indivíduos dominantes e/ou maiores de



algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. labiatus*, *G. gymnogenys* e *G. sp.*

A, mantém os coespecíficos submissos e/ou menores na interface dos territórios (estado 1).

Indivíduos dominantes e/ou maiores das outras espécies de *Gymnogeophagus* e do grupo externo não os mantém desta forma (estado 0). Geralmente os submissos são forçados a se manter elevados na metade do aquário, o que corresponde aproximadamente à interface entre dois territórios contíguos. O estado de *Gymnogeophagus sp. D* é desconhecido.

**22 - Trajetória circular durante agressão por indivíduo dominante:** Normalmente, os indivíduos dominantes das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como do grupo externo, não realizam trajetória circular quando agredem seus coespecíficos (estado 0). Os indivíduos dominantes de *G. meridionalis* e *G. rhabdotus*, por outro lado, realizam uma trajetória circular durante as ameaças e/ou agressões aos seus coespecíficos (estado 1). Este movimento consta de uma saída e posterior retorno ao ponto de partida sem paradas prolongadas. Durante este trajeto o indivíduo dominante ataca ou ameaça coespecíficos sem interromper a trajetória circular.

**23 – Enfrentamento com vai-e-vem:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus* e o grupo externo *Mikrogeophagus ramirezi* realizam um enfrentamento frontal em que os dois indivíduos envolvidos fazem um movimento de vai-e-vem conforme seu oponente se aproxima e se afasta (estado 0). No entanto, *G. rhabdotus*, *G. meridionalis* e *G. sp. D*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp*, não realizam tal enfrentamento (estado 1). Geralmente este enfrentamento ocorre na interface de dois territórios e o vai-e-vem permite que os oponentes ataquem sem que a distância entre eles diminua.

**24 - Posicionamento e reação do indivíduo dominante quando interposto entre coespecíficos que se antagonizam:** O indivíduo dominante da maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem

como dos grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus* sp., se interpõe perpendicular e agressivamente entre coespecíficos que se antagonizam e realiza ameaça e golpes de nadadeira caudal (estado 0). O indivíduo dominante de *G. meridionalis*, *G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. gymnogynys*, *G. sp. C* e *G. sp. E* se interpõe perpendicularmente como barreira passiva sem atacar os coespecíficos que se ameaçam (estado 1). O grupo externo *Mikrogeophagus* sp. não se interpõe entre coespecíficos que se antagonizam (estado 2). Três espécies apresentam os estados 0 e 1 (*G. lacustris*, *G. gymnogynys* e *G. sp. C*) e o estado de *Gymnogeophagus* sp. D é desconhecido.

**25 - Coexistência pacífica de dois machos territoriais:** Em algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. balzanii*, *G. sp. B* e *G. sp. C*, bem como no grupo externo, não há coexistência pacífica de machos territoriais (estado 0). Isso foi verificado nos aquários de observação e deve estar relacionado com o tamanho do mesmo. Nas outras espécies de *Gymnogeophagus*, entretanto, há coexistência pacífica de dois ou mais machos territoriais (estado 1). Esta coexistência entre machos dominantes só é possível nas espécies relativamente mais tolerantes. O estado de *Gymnogeophagus* sp. D é desconhecido.

**26 - Coexistência pacífica de duas fêmeas territoriais:** Em algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. gymnogynys*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. E*, há coexistência pacífica de fêmeas territoriais (estado 1). No entanto, em algumas espécies de *Gymnogeophagus*, bem como em *Geophagus brasiliensis*, não há coexistência pacífica de fêmeas territoriais (estado 0). Novamente, este aspecto deve estar relacionado ao tamanho do território, pois foi verificado nos aquários de observação. A espécie *G. sp. B* apresentou os dois estados, e os estados de sete espécies (*G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. sp. A*, *G. sp. D*, *A. hippolytae*, *M. ramirezi* e *Geophagus* sp.) são desconhecidos.

**27 - Protração da boca durante agressão:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. gymnogenys*, *G. sp. A*, *G. sp. C* e *G. sp. E* realizam uma protração da boca durante as agressões (estado 1). No entanto, a maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como o grupo externo, não realizam protração em tal circunstância (estado 0). Esta protração é repetida diversas vezes em cada ocorrência. O indivíduo que a realiza o faz voltado para seu oponente, à curta distância.

**28 - Protração da boca durante corte:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis*, *G. gymnogenys*, *G. sp. B* e *G. sp. C* realizam uma protração da boca durante a corte (estado 1). As demais espécies de *Gymnogeophagus* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis*, entretanto, não realizam tal protração nesta circunstância (estado 0). Os estados de sete espécies (*G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. sp. A*, *G. sp. D*, *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus sp.*) são desconhecidos. Esta protração é geralmente realizada pelo macho que o faz, à curta distância, voltado para a fêmea.

**29 - Roçadura do opérculo ou ventre em superfície sólida relacionado com demonstração de dominância:** O indivíduo dominante da maior parte das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como do grupo externo, realiza uma roçadura do opérculo, ventre ou flanco em superfície sólida quando demonstra superioridade hierárquica sobre seus coespecíficos (estado 0). No entanto, *G. sp. B* e *G. sp. C* não realizam tal roçadura durante demonstrações de dominância (estado 1). Este movimento é realizado da mesma forma que aquele usado para aliviar o desconforto causado em indivíduos infestados por parasitas externos.

**30 - Tolerância de coespecífico em função do porte:** Geralmente nas espécies de *Gymnogeophagus* e no grupo externo, o maior indivíduo não tolera os coespecíficos menores

(estado 0). No entanto, o maior indivíduo de *G. lacustris*, *G. labiatus*, *G. balzanii*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, tolera seus coespecíficos menores (estado 1). A tolerância pode ser inferida pela frequência de ameaças e ataques cometidos pelo maior indivíduo aos seus coespecíficos, em especial, quando estes últimos tentam fuçar no fundo.

### **31 - Tremulação de nadadeiras relacionado com a demonstração de dominância:**

Normalmente as espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus sp.*, tremulam as nadadeiras quando demonstram superioridade hierárquica (estado 0). Por outro lado, *G. labiatus*, *G. lacustris*, *G. sp. C*, *G. sp. D* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis* não tremulam as nadadeiras em tais circunstâncias (estado 1). A tremulação é um movimento ondulatório que se dá ao longo das nadadeiras ímpares e que se assemelha ao de uma bandeira ao vento. Pode ocorrer em uma, em duas ou nas três nadadeiras ímpares simultaneamente.

**32 - Grau de introdução do focinho no pedrisco durante a fuçada:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. gymnogenys*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. F*, assim como o grupo externo *Geophagus brasiliensis*, fazem uma grande introdução do focinho no pedrisco durante a fuçada, que consiste em abocanhar detritos e alimentos no fundo (estado 1). Por outro lado, as demais espécies fazem uma pequena introdução do focinho no pedrisco durante a fuçada (estado 0). A espécie *G. gymnogenys* apresenta os dois estados. A introdução de até 5 mm do focinho no pedrisco foi considerada pequena enquanto a introdução igual ou maior que 5 mm do focinho no pedrisco foi considerada grande.

**33 - Perseguição simultânea a vários submissos por dominante (“revoada”):** O indivíduo dominante de algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G.*

sp. F, bem como dos grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Apistogramma hippolytae*, persegue todos coespecíficos submissos simultaneamente (estado 1). No entanto, o indivíduo dominante das outras espécies de *Gymnogeophagus*, além dos grupos externos *Mikrogeophagus ramirezi*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus* sp., persegue somente parte dos coespecíficos simultaneamente (estado 0). Duas espécies (*Gymnogeophagus rhabdotus* e *Geophagus brasiliensis*) apresentam os dois estados e, em ambas as espécies, a perseguição parcial ocorre no inverno, em especial quando a temperatura fica abaixo de 17 graus e estas espécies se tornam relativamente menos ativas e mais tolerantes. Este padrão foi chamado de “revoada” em função da elevação simultânea de vários indivíduos perseguidos pelo dominante, uma analogia com a revoada de aves assustadas.

**34 - Consequência da perseguição simultânea (“revoada”) a vários submissos:** O indivíduo dominante da maior parte das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como dos grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Apistogramma hippolytae*, causa elevação e permanência dos coespecíficos na meia coluna ou na superfície quando promove uma revoada (estado 0). Entretanto, o macho dominante das espécies *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. labiatus*, *G. lacustris*, *G. balzanii*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, assim como dos grupos externos *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus* sp., não causa elevação, ou o faz sem obter posterior permanência dos coespecíficos na superfície (estado 1). Três espécies apresentaram dois estados – *G. meridionalis* (0 e 1), *G. labiatus* (0 e 1) e *G. balzanii* (0 e 1).

**35 - Contorção do corpo:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis*, *G. sp. A*, *G. sp. B*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, bem como o grupo externo *Apistogramma hippolytae*, realizam uma contorção do corpo quando estacionários (estado 0). As demais espécies, entretanto, apresentam contorção do corpo simultâneo ao deslocamento (estado 1). *Gymnogeophagus*

*meridionalis* apresenta os dois estados, e o estado de sete espécies (*G. rhabdotus*, *G. labiatus*, *G. balzanii*, *G. gymnogenys*, *G. sp. C*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp.*) é desconhecido para este caráter. Este padrão é semelhante ao movimento natatório usual mas realizado lentamente e de forma exagerada quanto à torção do corpo levando-o momentaneamente a um formato de “S”.

**36 - Contorção do corpo relacionado com demonstração de dominância:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis* e *G. balzanii*, assim como os grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp.*, não realizam contorção do corpo em função de demonstração hierárquica (estado 1). No entanto, a maior parte das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae* e *Mikrogeophagus ramirezi*, realizam contorção do corpo para demonstrar superioridade hierárquica aos seus coespecíficos (estado 0). A superioridade hierárquica é demonstrada de várias formas, entre elas é possível destacar o livre trânsito no fundo do aquário e a perseguição aos coespecíficos sem ser revidado.

**37 - Circundamento relacionado com demonstração de dominância:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus* realizam um circundamento para demonstrar superioridade hierárquica aos seus coespecíficos (estado 1). Entretanto, as espécies *G. lacustris*, *G. sp. A*, *G. sp. B* e *G. sp. D*, bem como o grupo externo, não realizam circundamento associado com demonstração hierárquica (estado 0). O circundamento ocorre quando um indivíduo gira em torno de seu coespecífico realizando um trajeto circular de pequeno diâmetro. O indivíduo circundado exerce involuntariamente o papel de um eixo imaginário. Este movimento pode desencadear uma luta.

**38 - Contato físico imediatamente após perseguição:** O indivíduo dominante e/ou territorial de algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. lacustris*, *G. sp. A*, *G. sp. B*, *G. sp. C*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, assim como dos grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp.*,

mordem seus coespecíficos após a perseguição (estado 1). Por outro lado, indivíduos dominantes e/ou territoriais das demais espécies empurram seus coespecíficos após as perseguições (estado 0). Oito espécies apresentaram dois estados (0 e 1). *G. rhabdotus*, *G. lacustris*, *G. sp. A*, *G. sp. C*, *G. sp. D*, *G. sp. E*, *Geophagus brasiliensis* e *Geophagus sp.*. É provável que o motivo seja, ao menos parcialmente, termo-dependente nestas últimas pois o contato foi menos drástico durante o inverno quando se tornaram mais tolerantes.

### **39 - Pareamento lateral com nadadeiras estendidas relacionado com demonstração de**

**dominância:** Normalmente as espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Geophagus brasiliensis*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Apistogramma hippolytae*, realizam pareamento lateral com nadadeiras estendidas para demonstrar superioridade hierárquica (estado 0). Por outro lado, *Gymnogeophagus meridionalis*, *G. sp. A* e *G. sp. E*, bem como o grupo externo *Geophagus sp.* não realizam o pareamento em tal circunstância (estado 1). O pareamento ocorre quando dois indivíduos param lado a lado, à pequena distância e estendem as nadadeiras. Geralmente este movimento é seguido por batidas com a nadadeira caudal.

### **40 – Deslocamento dos indivíduos menores para quadrantes anteriores do aquário de**

**observação, sob pressão do indivíduo dominante, logo após o término da imobilização de**

**alerta:** O indivíduo dominante de algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. meridionalis*, *G. labiatus*, *G. gymnotus* e *G. sp. D* empurra e expulsa seus coespecíficos menores para os quadrantes anteriores logo após o término da imobilização de alerta (estado 1). Por outro lado, o maior indivíduo das demais espécies de *Gymnogeophagus*, assim como do grupo externo, não empurra seus coespecíficos em tal circunstância (estado 0). Os quadrantes anteriores ficam mais próximos do observador e de eventuais movimentos externos e pode, desta forma, ser considerado uma região de maior exposição e risco.

41 - **Relação entre o porte e o dano sofrido:** Na maioria das espécies de *Gymnogeophagus*, bem como nos grupos externos *Geophagus brasiliensis* e *Mikrogeophagus ramirezi*, existe uma relação inversamente proporcional entre o porte do indivíduo agredido e a agressão sofrida, isto é, quanto menor o indivíduo, maior o dano sofrido (estado 0). Os indivíduos menores sofrem relativamente mais do que seus pares maiores em função do somatório de agressões já que são agredidos por vários coespecíficos. O porte é o critério determinante na hierarquia destas espécies e a única exceção são as pequenas fêmeas territoriais que no período reprodutivo atacam coespecíficos relativamente maiores. Nas espécies *Gymnogeophagus meridionalis*, *G. sp. D* e *G. sp. E*, assim como nos grupos externos *Apistogramma hippolytae* e *Geophagus sp.*, não há uma relação aparente entre as duas variáveis (estado 1).

42 - **Extensão da perseguição:** Algumas espécies de *Gymnogeophagus* como *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. sp. A*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. F* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis* realizam perseguições longas contra seus coespecíficos (estado 1). Por outro lado, as demais espécies de *Gymnogeophagus*, bem como os grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus sp.* realizam perseguições curtas contra seus coespecíficos (estado 0). Três espécies (*G. rhabdotus*, *G. meridionalis* e *G. sp. A*) apresentaram os dois estados. A Perseguição foi considerada curta se ocorreu por uma distância menor ou igual a 80 cm enquanto longa foi a perseguição por uma distância maior que 80 cm.

43 - **Cuidado parental:** As espécies *Gymnogeophagus rhabdotus* e *G. meridionalis* além do grupo externo, realizam incubação de seus ovos no substrato (estado 0). Neste caso, o casal se reveza no cuidado dos ovos que ficam aderidos em uma superfície previamente limpa por eles. A fêmea dedica mais tempo aos ovos abanando-os com a nadadeira peitoral enquanto o macho



patrulha os arredores. Quando se inicia a eclosão dos ovos, as larvas são transferidas para covas previamente abertas pelo casal e ali permanecem sendo cuidados por mais alguns dias. As demais espécies de *Gymnogeophagus* realizam incubação tardia de seus ovos na boca (estado 1). Este tipo de cuidado é semelhante ao anterior até a eclosão dos ovos. A partir deste momento, a fêmea, o macho ou ambos, recolhem sua prole na boca e assim os guardam por vários dias até que os filhotes comecem a ser, cada vez mais freqüentemente, liberados em torno dos pais.

**44 - Dimorfismo sexual secundário:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus* apresentam um marcado dimorfismo sexual (estado 1). Neste caso os machos são relativamente maiores, mais coloridos e podem apresentar a extremidade das nadadeiras mais alongadas. As espécies *G. meridionalis*, *G. rhabdotus*, *G. sp. F* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis*, por outro lado, apresentam um discreto dimorfismo sexual (estado 0). Nestes grupos tanto o porte quanto a coloração são muito semelhantes a ponto de dificultar a distinção entre macho e fêmea, embora o macho alcance maior porte final. O estado dos outros grupos externos é desconhecido (Wimberger et al., 1998).

**45 - Sistema de acasalamento:** A maioria das espécies de *Gymnogeophagus* apresenta o sistema de acasalamento poligínico. Neste caso um mesmo macho pode cortejar e reproduzir com várias fêmeas que são logo depois abandonadas e defendem seus ovos e territórios contra as outras (estado 1). Alternativamente, as espécies *Gymnogeophagus rhabdotus*, *G. meridionalis* e o grupo externo *Geophagus brasiliensis* apresentam o sistema de acasalamento monogâmico, onde cada macho corteja e reproduz com uma única fêmea e o casal se mantém junto por um longo período após a reprodução (estado 0). O estado de *Gymnogeophagus sp. F* e dos grupos externos *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus sp.* é desconhecido (Wimberger et al., 1998).

A matriz da Tabela 1 foi submetida ao programa PAUP\* que gerou três árvores com 131 passos cada, utilizando o algoritmo “branch-and-bound”. O cladograma de consenso estrito (Fig. 3) foi produzido a partir destas três árvores e gerou um cladograma com 131 passos, índice de consistência de 0,40, índice de retenção de 0,49 e índice de consistência reescalado de 0,20. A distribuição dos caracteres é apresentada em uma das três árvores encontradas (Fig. 4).

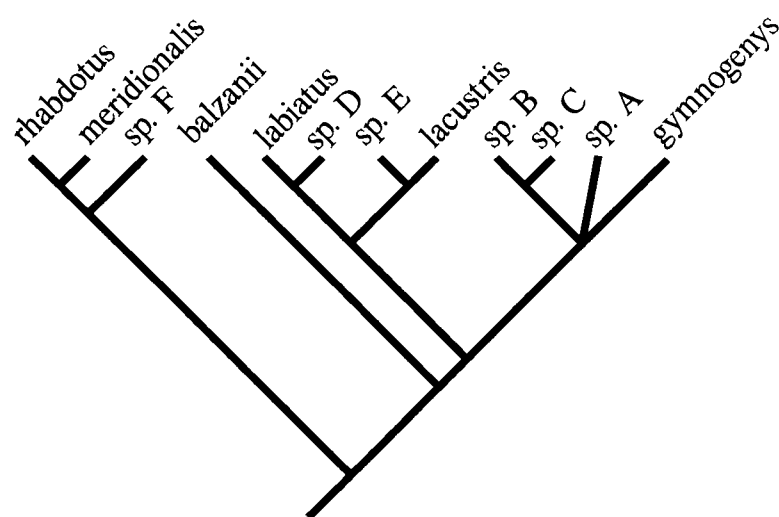


Figura 3. Cladograma de consenso estrito de três árvores de igual parcimônia das espécies de *Gymnogeophagus* baseado em caracteres etológicos. Comprimento 131 passos, índice de consistência de 0,40, índice de retenção de 0,49 e índice de consistência reescalado de 0,20.

Discussão

A primeira análise filogenética das espécies de *Gymnogeophagus* foi apresentada por Reis & Malabarba (1988) utilizando dados morfológicos e anatômicos. Na época daquele estudo, o gênero *Gymnogeophagus* contava apenas com sete espécies que foram incluídas na análise que resultou na hipótese da Fig. 5. Dez anos mais tarde, Wimberger et al. (1998) apresentaram uma segunda análise filogenética das espécies de *Gymnogeophagus*, desta vez baseada em caracteres moleculares de DNA mitocondrial do citocromo B, da subunidade 2 do NADH e de tRNAs da

metionina e glutamina (Fig. 6). Além das espécies já descritas, estes autores incluíram na análise cinco espécies ainda não descritas e identificadas, como no presente estudo, pelas letras A, B, C, D e E.

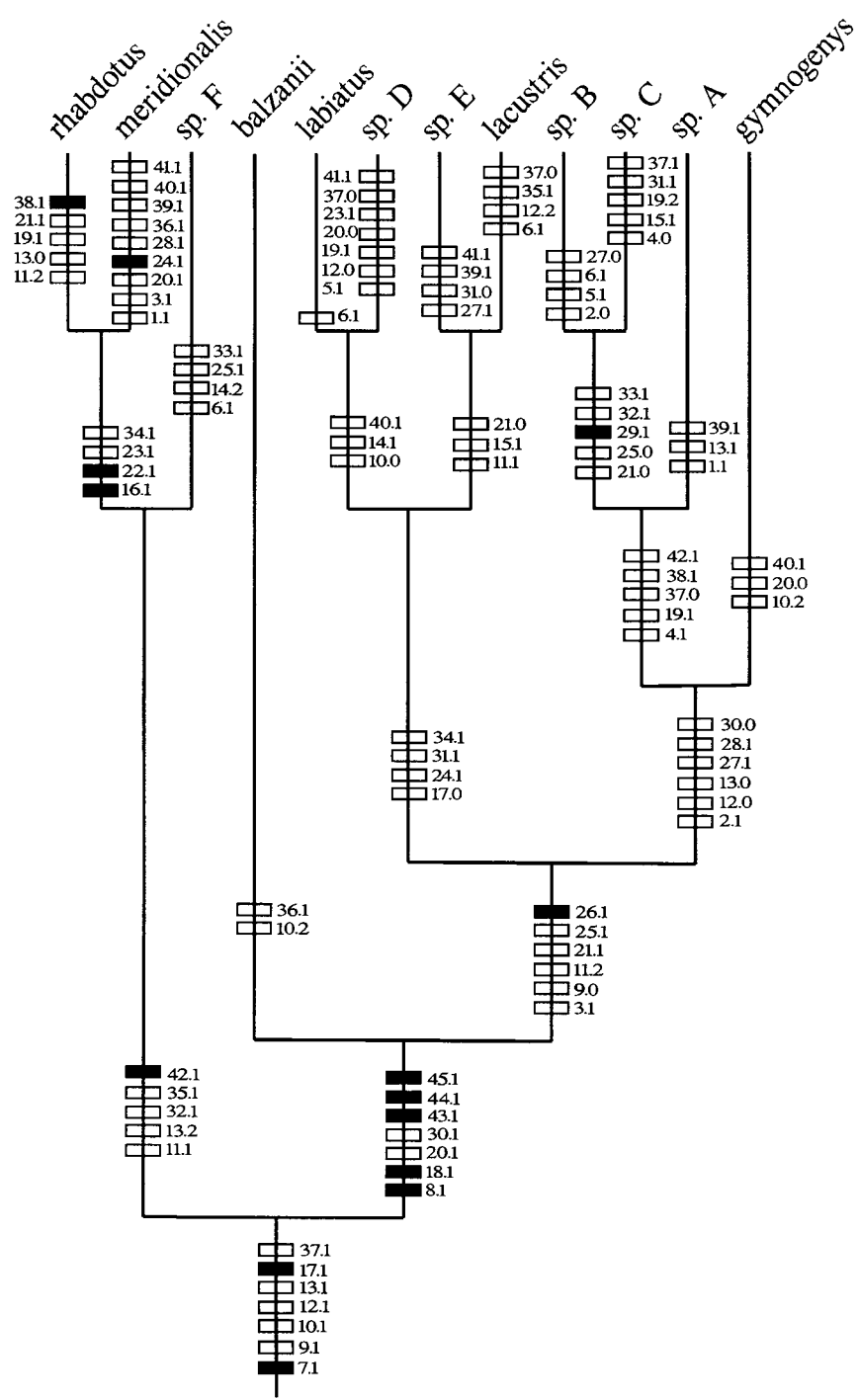


Figura 4. Distribuição dos caracteres em um dos três cladogramas das relações filogenéticas das espécies de *Gymnogeophagus* baseado em caracteres etológicos. Caracteres unicamente derivados

são marcados por uma barra preta. Caracteres derivados mais de uma vez em *Gymnogeophagus* são marcados por uma barra branca. O número dos caracteres e seus estados (separados por um ponto) correspondem à sequência apresentada no texto.

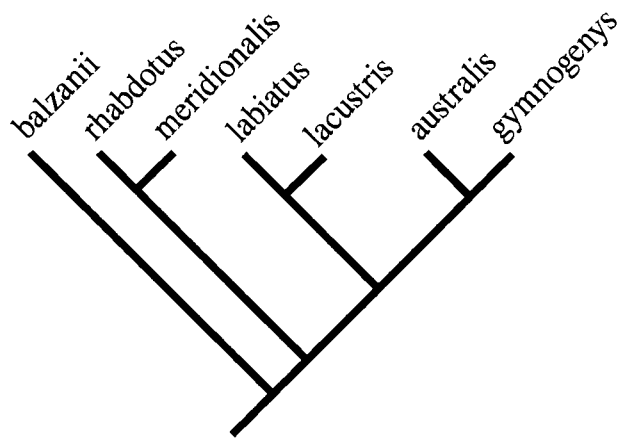


Figura 5. Cladograma das relações filogenéticas das espécies de *Gymnogeophagus* baseado em caracteres morfológicos (modificado de Reis & Malabarba, 1988).

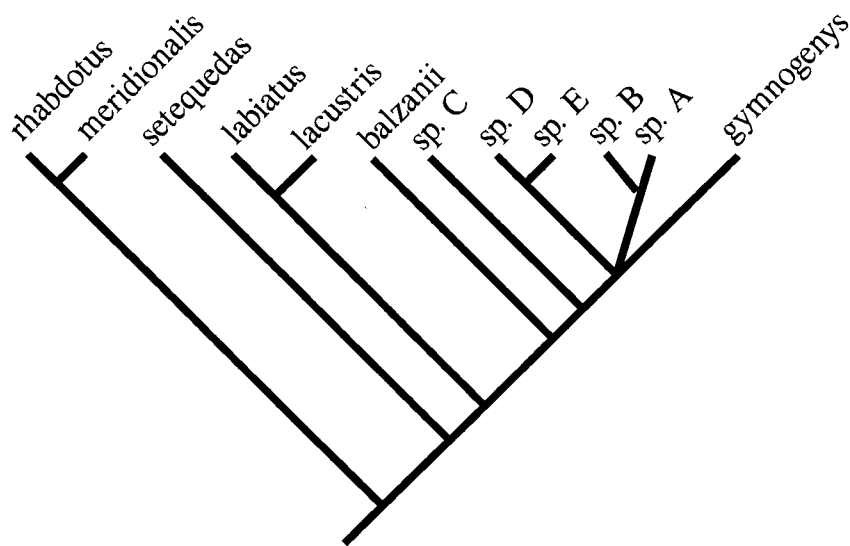


Figura 6. Cladograma das relações filogenéticas das espécies de *Gymnogeophagus* baseado em caracteres moleculares (modificado de Wimberger et al., 1998).

A presente análise filogenética, baseada em caracteres etológicos, corroborou parcialmente os agrupamentos estabelecidos nas análises anteriores, encontrando, entretanto, algumas

incongruências. A primeira dificuldade com os caracteres etológicos foi demonstrar a monofilia de *Gymnogeophagus*. Apesar de bem corroborado pelos estudos de Reis & Malabarba (1988) e Wimberger et al. (1998), este estudo não foi capaz de encontrar mais de uma sinapomorfia etológica para as espécies de *Gymnogeophagus*. A única sinapomorfia para todas as espécies de *Gymnogeophagus* é o fato dos peixes se deslocarem para o fundo quando alertas por ruído, ao contrário dos grupos externos que se deslocam para a superfície, ou se mantêm onde estão quando alertas (caráter 7).

Como consequência de apenas uma sinapomorfia etológica haver sido encontrada, uma espécie do grupo externo (*Mikrogeophagus ramirezi*) ficou posicionada dentro do gênero *Gymnogeophagus* nas análises sem “constraint”, devido ao número considerável de caracteres que compartilhou com várias espécies de *Gymnogeophagus*. Para evitar isso, considerando que a monofilia de *Gymnogeophagus* foi claramente estabelecida nas análises anteriores (Reis & Malabarba, 1988; Wimberger et al., 1998), optou-se por utilizar um “constraint” forçando a monofilia do gênero na análise final.

Vários agrupamentos obtidos nas análises anteriores foram corroborados neste estudo (Fig. 7). O clado *G. rhabdotus* + *G. meridionalis*, bem como o fato deste clado representar um ramo basal, foi encontrado nos três estudos. Da mesma forma, a relação próxima entre *G. labiatus* e *G. lacustris* foi encontrada nas três abordagens. A análise etológica, entretanto, ao contrário da análise molecular, revelou as espécies *Gymnogeophagus* sp. D e *Gymnogeophagus* sp. E como espécies-irmãs de *G. labiatus* e *G. lacustris* respectivamente. Na análise molecular as espécies *Gymnogeophagus* sp. D e *Gymnogeophagus* sp. E ficaram como espécies-irmãs, dentro de uma politomia incluindo espécies mais derivadas. Finalmente, as espécies *Gymnogeophagus* sp. A, *Gymnogeophagus* sp. B, *Gymnogeophagus* sp. C e *G. gymnogenys* formaram um clado relativamente pouco resolvido nas análises molecular e etológica. Destas espécies, apenas *G. gymnogenys* havia sido incluída na análise morfológica.

A posição de outras duas espécies mostrou-se incongruente entre as análises prévias e a filogenia etológica. *Gymnogeophagus balzanii* aparece em três posições distintas nestas análises. Na filogenia morfológica *G. balzanii* é a espécie mais basal, grupo-irmão de todas as demais, o que implicaria uma origem dupla para a incubação bucal dos ovos. Na filogenia molecular esta espécie aparece como grupo-irmão das espécies não descritas mais *G. gymnogenys*, estando assim situada entre as espécies com incubação bucal. Finalmente, na hipótese baseada em caracteres etológicos, *G. balzanii* surge como o grupo-irmão de todas as demais espécies com incubação bucal, corroborando a idéia de um único evento de evolução da incubação bucal neste gênero.

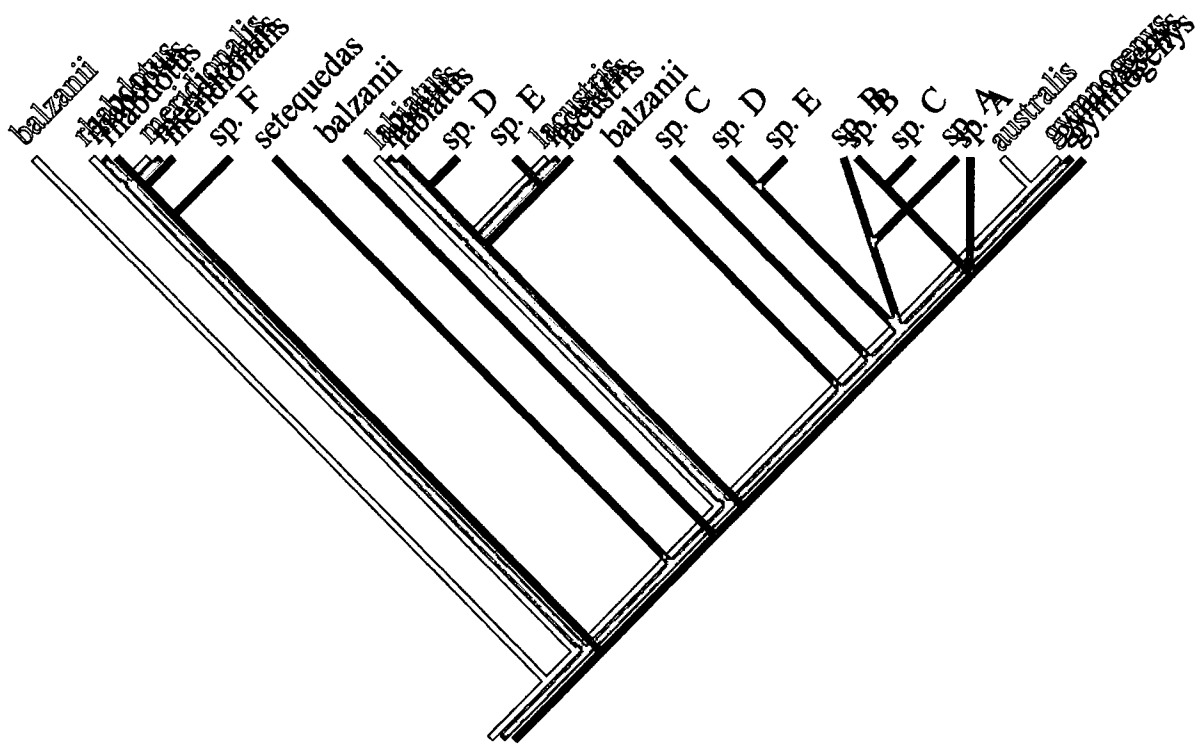


Figura 7. Sobreposição das hipóteses de relações filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos (branco) (Reis & Malabarba, 1988), moleculares (cinza) (Wimberger et al., 1998) e etológicos (preto).

A última espécie com posição incongruente nas análises molecular e etológica é *Gymnogeophagus* sp. C, que na análise molecular aparece como a mais basal das espécies não

descritas, irmã do clado formado pelas demais não descritas mais *G. gymnogenys*, e na análise etológica fica colocada como espécie-irmã de *Gymnogeophagus* sp. B.

Finalmente, três espécies foram incluídas, cada uma, em apenas um dos estudos filogenéticos. *Gymnogeophagus australis* foi estudada apenas na análise morfológica, não tendo sido capturada para extração de DNA ou para o estudo do comportamento. *Gymnogeophagus setequedas*, descrita depois da análise de Reis & Malabarba (1988) foi incluída na análise molecular, mas exemplares não puderam ser capturados para o estudo comportamental. Por último, *Gymnogeophagus* sp. F foi apenas recentemente detectada como uma espécie distinta, sendo incluída neste estudo, mas não nos precedentes.

Ainda, possíveis causas das diferenças encontradas entre a hipótese etológica e as anteriores podem advir da grande plasticidade que os caracteres comportamentais podem apresentar em função de variáveis externas (Mclennan et al., 1988, Huntingford, 1991). *Gymnogeophagus rhabdotus* e *Geophagus brasiliensis*, por exemplo, tornam-se notavelmente mais tolerantes com coespecíficos quando submetidos a temperaturas menores que 17 graus, alterando drasticamente a frequência e o padrão das agressões. Também, as espécies *Apistogramma hippolytae*, *Mikrogeophagus ramirezi* e *Geophagus* sp. são nativos do norte do Brasil e foram analisadas no sul deste país, sob temperaturas, em média, mais baixas. Esta ordem de grandeza semicontinental pode ter alterado, restringido ou mesmo excluído algumas ações comportamentais. Esta é uma limitação da análise do comportamento em laboratório, que quase sempre apresenta uma simulação parcial e simplista acerca do ambiente natural destes animais.

Do ponto de vista comportamental, é determinante a separação clara entre um clado que agrupa as espécies que realizam incubação no substrato e um clado que agrupa aquelas espécies que realizam incubação bucal tardia. O primeiro é constituído por *G. rhabdotus*, *G. meridionalis* e *G. sp. F*, enquanto o segundo é formado pelas demais espécies. Em vários locais no Rio Grande do Sul é possível coletar simultaneamente espécies que apresentam a estratégia de incubação no

substrato e incubação bucal tardia. Por exemplo, as espécies novas *G. sp F* e *G. sp. A* no rio Piraizinho, ou *G. rhabdotus* e *G. gymnogenys* no delta do rio Jacuí, ou, ainda, *G. meridionalis* e *G. balzanii* no rio Uruguai, são coletadas em simpatria e sintopia. *Gymnogeophagus rhabdotus* é encontrado, ainda, em outros locais junto com espécies que realizam incubação bucal tardia. Por outro lado, é comparativamente mais difícil encontrar vivendo sintopicamente duas espécies com a estratégia de incubação bucal tardia. *Gymnogeophagus labiatus* é por vezes encontrado no mesmo rio que *G. gymnogenys* ou *G. lacustris*, mas nestes caso as diferentes espécies com incubação bucal preferem ambientes diferentes, a primeira sendo encontrada em locais lóticos e com fundo de pedra, enquanto que as duas últimas são mais frequentes em ambientes lênticos com fundo de lodo ou areia.

Em laboratório foram constatadas diferenças importantes nas estratégias reprodutivas de *Gymnogeophagus*. As espécies que realizam incubação no substrato, exigem maior área disponível no fundo já que além do sítio de fixação dos ovos necessitam de espaço para as várias covas que escavam para posterior disposição das larvas que eclodem. Isto implica na defesa de um território maior e em um patrulhamento constante por um dos membros do casal enquanto o outro se dedica exclusivamente ao cuidado dos ovos, ventilando-os, excluindo aqueles que não se desenvolvem e inspecionando as covas periodicamente.

As espécies que realizam incubação bucal tardia exigem um sítio menor já que imediatamente após a eclosão guardam e carregam consigo sua prole. Esta estratégia permite que a prole seja transportada para locais mais tranquilos, longe de predadores, além de tornar desnecessário o patrulhamento de um território fixo.

A evolução de alguns outros caracteres relacionados à reprodução e/ou defesa de território podem ser melhor interpretados à luz da presente hipótese filogenética. Entre estes, o padrão de escurecimento do olho do indivíduo agressor (caráter 8) constitui um bom exemplo da eficiente comunicação cromática existente em *Gymnogeophagus*. As espécies *G. rhabdotus*, *G.*



*meridionalis* e *G. sp. F* constituem o clado basal e tem em comum o não escurecimento de seus olhos em eventos agonísticos. Embora *G. rhabdotus* seja uma espécie extremamente agressiva, mantém seu olho fortemente amarelo durante eventos agonísticos. Por outro lado, as espécies de *Gymnogeophagus* que são incubadoras bucais compartilham o escurecimento dos olhos durante as agressões. Do ponto de vista filogenético houve uma mudança do não escurecimento para o escurecimento dos olhos durante agressões. Aparentemente esta série de transformação significou um acréscimo na comunicação intraespecífica. Isto pode ser constatado quando o simples escurecimento do olho de um indivíduo dominante, por exemplo, evita que ocorram passos subsequentes do comportamento agressivo. É importante acrescentar que, muitas vezes, esta sinalização de disposição para a luta evita danos à integridade física de animais inexperientes ou novos no grupo considerado.

A tolerância dos indivíduos dominantes em relação à presença de seus coespecíficos no fundo do aquário (caráter 30) pode ser discutido. *Gymnogeophagus labiatus*, *G. lacustris*, *G. balzanii*, *G. sp. E* e *G. sp. D* constituem um clado intermediário que reuniu as espécies mais tolerantes. Os indivíduos dominantes das outras espécies não toleraram seus coespecíficos no fundo sem agressões constantes. À luz da presente hipótese a intolerância dos indivíduos dominantes em relação aos coespecíficos surgiu no clado basal e ressurgiu, numa reversão ao estado primitivo, no clado terminal que agrupa *G. gymnogenys* e outras três espécies novas. A tolerância à presença de outros indivíduos no fundo do aquário pode ter sido fundamental na transição do cuidado parental no substrato, que ocupa drasticamente o fundo, para a incubação bucal que não exige território fixo após a eclosão das larvas.

Finalmente, a coexistência relativamente pacífica entre fêmeas territoriais (caráter 26) pode ser examinada. Exceto por *G. balzanii*, as espécies incubadoras bucais (efetivamente verificado em *G. gymnogenys*, *G. sp. B*, *G. sp. C* e *G. sp. E*) compartilharam este estado de coexistência pacífica entre fêmeas territoriais. As fêmeas das demais espécies, no entanto, não se toleraram

quando territoriais. Embora a área de 0,28 m<sup>2</sup> do fundo do aquário guarde pouca semelhança com o ambiente natural, é importante considerar que todas as espécies foram submetidas à mesma limitação espacial e responderam diferentemente. Sob a óptica da presente hipótese filogenética houve uma mudança de um estado de coexistência pacífica para um de não coexistência. A abordagem etológica interpreta esta série de transformação como uma decorrência natural de um grupo de espécies que não defende mais um grande território pois já não mantém suas larvas no substrato mas as guarda na boca assim que eclodem. Até mesmo os ovos que são postos sobre uma pedra tiveram um tratamento diferenciado pelas espécies que realizam incubação bucal tardia e são, neste grupo, cobertos com pedrisco até o momento da eclosão.

Finalmente, gostaríamos de enfatizar que apesar deste ser provavelmente o grupo de peixes neotropicais mais vezes estudado do ponto de vista da sua história filogenética, e através de diferentes conjuntos de caracteres (morfológicos - Reis & Malabarba, 1988; moleculares - Wimberger et al., 1998; e etológicos – o presente estudo), o entendimento de suas relações de parentesco ainda não é satisfatório. Um relativo grau de congruência entre as três hipóteses filogenéticas é claramente aparente (Fig. 7), mas as dificuldades de obtenção de todas as espécies, ou de conjuntos de caracteres para algumas delas, tem dificultado a possibilidade de uma análise profunda e completa. Uma análise que inclua todas as espécies e possa utilizar o maior número de caracteres possível certamente possibilitará o entendimento mais completo das relações filogenéticas neste interessante grupo de espécies.

#### Agradecimentos

Somos gratos a Luiz Malabarba, Carlos Lucena e Margarete Lucena do MCP, pelo apoio e discussões em várias oportunidades. WLAS agradece a João D. Medeiros, Albertina D. Silva, Kay Saalfeldt e Ivani C.S. Fernandes da UFSC, por permitir e estimular seus estudos, e agradece ainda a José F. Pezzi, Vinicius A. Bertaco, Alexandre Cardoso, Edson Vidal e Marcos M. Querol pela

valiosa parceria durante as coletas. WLAS agradece à CAPES pela concessão da bolsa de doutorado durante o ano de 2001. RER agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade (Proc. n. 305344/87-0)

#### Referências bibliográficas

Eibesfeldt, I. 1979. Etologia. Barcelona. Ediciones Omega, S.A. 643p.

Fryer, G. & T. D. Iles. 1972. The cichlid of the Great Lakes of Afrika; Their biology and evolution. Edinburh, Oliver & Boyd. 641p.

Gosse, J. P. 1976. Revision du genre *Geophagus* (Pisces, Cichlidae). Men. Acad. r. Belg. Cl. Sci., 19 (3): 1-172.

Huntingford, F. 1991. Introduction, p. 1-11. In: Chapman & Hall. (eds.). The study of animal behaviour. London.

Kullander, S.O. 1981. Cichlid fishes from the La Plata basin. Part I. Collections from Paraguai in the Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. Rev. Suisse Zool., 88: 675-692.

Kullander, S.O. 1998. Molecular phylogeny of neotropical cichlids: the relationships in Cichlasomines and heroines. Pp. 461-498. In L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena & C.A.S. Lucena (eds). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes, Edipucrs, Porto Alegre, 603p.

Lorenz, K. 1995. Os fundamentos da etologia. Sao Paulo. Editora da UNESP. 467p.

Lowe-McConnell, R.H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo. Edusp. 535p.

Mclennan, D. A.; D. R. Brooks & J. D. McPhail. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic sistematics: a case study using gasterosteid fishes. Can. J. Zool., 66: 2177-2190.

Mills, D. & G. Vevers, 1986. Guía practica ilustrada de los peces de aquário. Barcelona, Editorial

- Blume S. A. 198 p.
- Pinna, M.C.C. 1997. Behavioral characters in phylogeny reconstruction. *Anais de Etologia*, 15: 109-124.
- Reis, R.E. & L.R. Malabarba,. 1988. Revision of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). *Rev. Bras. Zool.* 4 (4): 259-305.
- Reis, R.E.; L.R. Malabarba, & C. S. Pavanelli, 1992. *Gymnogeophagus setequedas*, a new cichlid species (Teleostei :Labroidei) from middle Rio Parana System, Brazil and Paraguai. *Ichthiol. Explor. Freshwaters*, 3 (3): 265-276.
- Ribeiro, A. M. 1918. Dois gêneros e respectivas especies novas de peixes Brasileiros determinados nas coleções do Museu Paulista. *Revta. Mus. Paulista*, 10: 787-791.
- Santos, W.L.A. 1997. Determinação de caracteres comportamentais para a análise filogenética de *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae). Dissertação de Mestrado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- Santos, W.L.A. 1998. Análise de um padrão motor fixo não específico em *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces: Perciformes: Cichlidae). *Biotemas*, 11(2): 105-120.
- Swofford, D.L. 2001. PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other methods), Version 4.0. Sinauer, Sunderland. Programa de computador.
- Swofford, D.L. & W.P. Maddison, 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Math. Biosci.*, 87: 199-229.
- Vari, R.P. & L.R. Malabarba. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. Pp. 1-11. In L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena & C.A.S. Lucena (eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, Edipucrs, Porto Alegre, 603p.
- Wimberger, P.H. & A. Queiroz. 1996. Comparing behavioral and morphological characteres indicators of phylogeny. Pp. 206-233. In Emilia P. Martins (ed.). *Phylogenies and the*

comparative method in animal behavior. New York, Oxford, 415p.

Wimberger, P., R.E. Reis & K. Thornton, 1998. Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). Pp. 509-518. In L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena & C.A.S. Lucena (eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, Edipucrs, Porto Alegre, 603p.

Tabela 1. Matriz dos estados dos caracteres etológicos de *Gymnogeophagus*, como usada na análise numérica no PAUP\*. As quatro primeiras espécies representam o grupo externo. A = estados 0&1, B = estados 1&2, C = estados 0&2.

	0									1									2									3									4													
Taxon\caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5															
<i>Microgeophagus ramirezi</i>	1	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	2	0	?	0	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?										
<i>Geophagus</i> sp.	0	?	0	0	0	1	?	0	1	0	2	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	1	0	?	0	?	0	0	0	0	1	?	1	0	A	1	0	1	0	0	?	?								
<i>Geophagus brasiliensis</i>	0	0	A	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	A	0	?	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0						
<i>Apistogramma hippolytae</i>	0	0	0	0	0	1	0	A	0	0	C	0	A	0	0	?	0	0	0	0	1	0	?	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?							
<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	A	1	?	0	1	1	0	0	A	0	0	0							
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	1	0	1	0	0	A	1	A	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	A	A	1	1	0	1	1	A	0	0	0	0	0						
<i>Gymnogeophagus lacustris</i>	0	0	1	0	0	1	1	A	0	1	1	2	?	0	1	0	0	?	0	1	0	0	?	0	?	0	1	0	0	A	1	?	0	?	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1				
<i>Gymnogeophagus labiatus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	B	1	1	1	0	0	?	0	?	0	1	1	0	0	?	0	?	0	1	1	0	A	?	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1			
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	A	A	0	0	0	0	1	A	1	2	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1		
<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i>	0	1	1	0	0	A	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	A	1	1	1	1	0	0	A	0	?	A	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1			
<i>Gymnogeophagus</i> sp. A	1	A	1	1	A	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	1	?	1	1	1	0	0	0	1	?	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	A	1	0	0	A	1	1	1	0	0	A	1	1	
<i>Gymnogeophagus</i> sp. B	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	A	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Gymnogeophagus</i> sp. C	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	A	2	1	0	0	0	A	0	1	1	1	1	0	1	1	0	?	0	1	A	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1		
<i>Gymnogeophagus</i> sp. D	A	A	1	0	1	0	1	1	0	0	2	0	A	1	0	0	?	1	0	?	0	1	?	?	?	?	0	?	0	1	1	0	0	0	A	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Gymnogeophagus</i> sp. E	0	A	A	0	0	0	1	1	0	1	1	?	A	1	0	0	B	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	A	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Gymnogeophagus</i> sp. F	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	?	

**Comportamento reprodutivo de *Gymnogeophagus* Miranda-Ribeiro, 1918 (Pisces,  
Perciformes, Cichlidae)**

Walter L.A. Santos

Depto. Ecologia e Zoologia – CCB

Universidade Federal de Santa Catarina

Campus universitário, s/nº - Florianópolis, SC, Brasil - 88040-900

E-mail: [walters@bizz.psi.br](mailto:walters@bizz.psi.br)

Sugestão de título abreviado: Comportamento reprodutivo de *Gymnogeophagus*.

Agradecimentos a Roberto Esser dos Reis pela leitura cuidadosa e por suas sugestões.

Agradecimentos a CAPES pela bolsa concedida durante o ano de 2001.

Este artigo faz parte de uma Tese de Doutorado realizada no Instituto de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, concluída em março de 2002.

## Resumo

A observação simultânea de doze espécies do gênero *Gymnogeophagus* em condições controladas, forneceu o registro padronizado do comportamento reprodutivo deste grupo de peixes endêmico do sul da América do Sul. Embora apresentem padrões de corte, desova e fertilização muito semelhantes, estes peixes mostraram dois tipos completamente distintos de cuidado parental. O primeiro tipo é conhecido como incubação no substrato e foi realizado por espécies que formaram casais monogâmicos estáveis. O outro padrão de cuidado é conhecido como incubação bucal tardia e foi realizado por espécies que formaram grupos poligínicos relativamente menos duradouros. Em *Gymnogeophagus* ficou demonstrado que o cuidado da prole é biparental em algumas espécies, somente maternal em outras e realizado pelo macho ou pela fêmea em outras espécies.

**Palavras chave:** Comportamento, reprodução, Peixes, Cichlidae, *Gymnogeophagus*.

## Reproductive behavior of *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).

### Abstract

The simultaneous observation of twelve species of *Gymnogeophagus* under controlled conditions, provided standardized records of the reproductive behavior of this group of fish endemic to southern South America. Although the courtship pattern, spawning, and fertilization are very similar, the parental care of eggs and young is accomplished in two completely different ways. The first type is known as substrate breeding and was performed by species that formed stable, monogamic couples. The other parental care pattern is known as delayed mouthbrooding and was shown by species that formed relatively less durable, polygynic groups. It was demonstrated that in *Gymnogeophagus* the parental care of eggs and larvae can be biparental in some species, only maternal in others, and accomplished by male or female in other species.

**Keywords:** Behavior, Reproduction, Fish, Cichlidae, *Gymnogeophagus*



## Introdução

A observação do comportamento reprodutivo dos peixes proporciona informações sobre o reconhecimento intraespecífico, escolha do parceiro, movimentos de corte, sistema de acasalamento, desova e fertilização além de outras informações pertinentes. Em algumas espécies há ainda a oportunidade de observar o cuidado parental de ovos, larvas e filhotes. Estas atividades ocorrem em laboratório de forma muito semelhante ao que acontece na natureza. No entendimento de Eibl-Eibesfeldt (1979), é falsa a afirmação que o animal em cativeiro se comporte de forma anormal e que, por isto, as observações realizadas assim tenham pouco valor.

Esta característica de padrão inflexível, função da determinação neuro-hormonal que a rege, é que torna a reprodução um evento tão estudado e tão importante para a Etologia, já que se constitui em um parâmetro adequado para comparações e projeções.

Os peixes abordados neste estudo fazem parte da família Cichlidae que, segundo Kullander (1998), é uma das maiores famílias de vertebrados. Uma das mais notáveis características dos peixes ciclídeos é o elaborado cuidado parental que dispendem com sua prole (Keenleyside, 1991). O cuidado parental não constitui uma regra geral entre os peixes e, na verdade, está restrito a alguns grupos. Nos ciclídeos o cuidado parental está universalmente presente.

Segundo Goodwin, Balshine-Earn & Reynolds (1998), os ciclídeos proporcionam a melhor oportunidade para o estudo da evolução do cuidado parental em peixes teleósteos porque eles mostram diversas formas de cuidado, como incubação no substrato, incubação bucal tardia e incubação bucal imediata. Além disso, há também variação no sexo que realiza o cuidado podendo ser biparental, somente a fêmea ou somente o macho. Outros autores como Matsumoto & Kohda (1998), afirmam que o cuidado biparental prevalece naquelas espécies em que os jovens forrageiam agrupados na água, são vulneráveis a predadores e vivem em substrato arenoso, enquanto o cuidado somente maternal é visto nas espécies em que os jovens são crípticos e bentônicos ao redor do ninho e vivem em substratos rochosos.

Entre as mais de 450 espécies de ciclídeos sul-americanos (Kullander, 1998), o gênero *Gymnogeophagus* proposto por Miranda Ribeiro (1918), foi eleito para o presente estudo em função de fatores como o endemismo acentuado (Wimberger, Reis & Thornton, 1998), o elevado número de espécies (Reis & Malabarba, 1988), a

presença de espécies novas (R. Malabarba & R. Reis, comunicação pessoal, 20 de março de 1999) e a escassez de informação científica acerca de seu comportamento.

As espécies de *Gymnogeophagus* são encontradas no sul do Brasil, Paraguai, Uruguai e norte da Argentina (Wimberger et al., 1998), ocorrendo nas bacias dos rios Paraná, Paraguai, Uruguai e laguna dos Patos, bem como nas pequenas bacias costeiras do nordeste do Rio Grande do Sul. O gênero conta com oito espécies descritas. Existem atualmente outras seis espécies novas de *Gymnogeophagus* sendo descritas por Luiz Malabarba e Roberto Reis (comunicação pessoal, 20 de março de 1999) que são aqui analisadas e temporariamente denominadas pelas letras A, B, C, D, E e F.

O conhecimento sobre o comportamento das espécies de *Gymnogeophagus* é incipiente e não existem informações etológicas sobre suas espécies, exceto aquelas produzidas por Santos (1997, 1998), Santos & Reis (1997) e algumas contribuições de aquaristas como Casacuberta (comunicação pessoal, 14 de novembro 2001).

O presente estudo objetiva investigar o comportamento reprodutivo das espécies que constituem o gênero *Gymnogeophagus*.

## **Material e Método**

### **Material biológico**

Este trabalho foi produzido a partir do estudo da análise filogenética de *Gymnogeophagus* baseado em caracteres etológicos (Santos & Reis, neste volume). Foram utilizadas simultaneamente 12 espécies de *Gymnogeophagus* que foram capturados com redes de arrasto e tarrafas em rios e lagoas da região sul do Brasil.

Os exemplares estudados são procedentes dos seguintes locais:

*Gymnogeophagus balzanii*, rio Uruguai, praia da Formosa, São Marcos, Uruguaiana, RS, 29°30'01"S 56°49'58"W. *Gymnogeophagus gymnogenys*, arroio do Ribeiro, Barra do Ribeiro, RS, 30°22'62"S 51°25'89"W. *Gymnogeophagus labiatus*, rio do Sinos, Praia João Fernandes, Santo Antônio da Patrulha, RS, aprox. 29°47'S 50°19'W. *Gymnogeophagus lacustris*, canal entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Osório, RS, 29°57'57"S 50°13'45"W. *Gymnogeophagus meridionalis*, arroio no Campus da PUCRS, Uruguaiana, RS, 29°50'09"S 57°06'06"W. *Gymnogeophagus rhabdotus*, açude próximo ao Pólo Petroquímico, Triunfo, RS, aprox. 29°50'S 51°23'W. *Gymnogeophagus* sp. A, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W. *Gymnogeophagus* sp. B, rio Santa

Maria, Rosário do Sul, RS, 30°15'01"S 54°54'74"W. *Gymnogeophagus* sp. C, arroio Sarandi, Quaraí, RS, 30°34'23"S 56°04'05"W. *Gymnogeophagus* sp. D, arroio Ximbocuzinho, São Luiz Gonzaga, RS, 28°27'03"S 54°57'31"W. *Gymnogeophagus* sp. E, rio Dourado, Aratiba, RS, 27°30'00"S 52°12'38"W. *Gymnogeophagus* sp. F, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W. Como material comparativo foi estudado o comportamento reprodutivo de *Geophagus brasiliensis*, *Cichlasoma pusillum* e *Crenicichla lepidota*, outros ciclídeos do sul do Brasil.

Os peixes capturados foram transportados para o laboratório em sacos plásticos de 15 litros contendo aproximadamente três litros de uma mistura de 50% de água do local de captura e 50% de água tratada, desclorada, aerada e com salinidade de 0,3%. Estes sacos foram acondicionados em caixas de isopor e entre eles foram adicionados cubos de gelo para manter a temperatura baixa. O fundo dos sacos foi sifonado periodicamente e houve reposição de água tratada.

No laboratório, grupos de seis indivíduos de cada espécie foram transferidos para aquários de observação padronizados com volume de 112 litros (0,80 m de comprimento, 0,35 m de largura e 0,40 m de altura). Estes aquários dispunham de fotoperíodo controlado de 11 horas diárias e filtro biológico. Não houve controle de temperatura que, desta forma, oscilou entre 11 graus centígrados no inverno e 28 no verão, conforme determinado em medidas diurnas. Na maioria das espécies foi mantida uma razão sexual de três machos para três fêmeas. Entretanto nas espécies monogâmicas em que o dimorfismo sexual é muito discreto esta razão nem sempre foi exata.

As sessões de observação foram realizadas entre fevereiro de 1999 e setembro de 2000. O método usado foi observação direta durante intervalo de 30 minutos por espécie, três a quatro vezes por semana totalizando, em média, 23 horas de observação por espécie. O registro descritivo foi realizado com auxílio de um anteparo móvel opaco de tecido preto com 1,20 m de largura por 1,80 m de altura que continha uma abertura de 20 cm de largura por 6 cm de altura por onde o observador fez o contato visual e também algumas filmagens em VHS. Estes filmes estão depositados no Laboratório de Etologia de Peixes, Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina. Alguns exemplares de cada espécie

foram fixados com solução de formol 10% e posteriormente preservados em solução de álcool 70% e também se encontram neste Laboratório.

O método de análise adotado incluiu manutenção do grupo de seis indivíduos mesmo nos períodos em que houve formação de casal. Esta opção permitiu a observação da interação entre o casal e os outros coespecíficos durante os eventos reprodutivos.

Existem alguns movimentos reconhecíveis que são indícios de que um evento reprodutivo está se aproximando. Alguns destes indicadores permitiram, por exemplo, que as filmagens fossem preparadas com alguma antecedência e isto proporcionou o registro cinematográfico de diversos eventos de corte, desova e cuidado parental.

## **Resultados**

Foram registrados, descritiva e cinematograficamente, eventos reprodutivos parciais e completos de *G. rhabdotus* e *G. meridionalis*, espécies monogâmicas que realizam cuidado biparental no substrato, e também de *G. gymnogenys*, *G. labiatus*, *G. sp. A* e *G. sp. B*, espécies poligínicas em que somente um dos membros do casal realiza cuidado parental de ovos e larvas. Outros ciclídeos foram analisados simultaneamente no Laboratório de Etologia de Peixes da UFSC, proporcionando registro do comportamento reprodutivo de *Geophagus brasiliensis*, *Crenicichla lepidota* e *Cichlasoma pusillum*, para fins comparativos.

### **O início do processo reprodutivo**

Um dos indicadores mais claros de que o período reprodutivo vai iniciar é a mudança de atividade das fêmeas que, a despeito de seu porte e sua posição hierárquica, começam a se movimentar de forma mais ousada, ensaiando descidas ao fundo do aquário, região preferencial dos peixes deste gênero que se alimentam fuçando no fundo e utilizam o substrato para dispor seus ovos. As primeiras investidas são imediatamente repelidas pelo indivíduo dominante que aparentemente ignora o intuito da fêmea, ameaçando, perseguindo e mordendo-a como faz com qualquer outro indivíduo, macho ou fêmea, que tenta descer ao fundo. É importante esclarecer que embora os indivíduos dominantes de algumas espécies como *G. lacustris*, *G. balzanii* e *G. sp. E* não sejam tão intolerantes com seus coespecíficos permitindo que todos circulem livremente no fundo, a regra para a maioria das espécies de *Gymnogeophagus* é mesmo a intolerância dos

dominantes com seus coespecíficos em relação ao uso do fundo. A exceção à regra fica por conta das fêmeas que no período reprodutivo conquistam este privilégio.

A repetição das tentativas de descidas parece sinalizar para o macho dominante que a fêmea está decidida a se estabelecer no fundo. O macho, então, vai mudando gradualmente sua atitude em relação à fêmea, tornando-se mais tolerante. A coloração da fêmea também parece influenciar decisivamente, já que crescentemente vai se acentuando uma coloração amarela por todo o corpo. Além disso, há o surgimento de barras longitudinais pretas na fêmea que podem se estender do olho ao pedúnculo caudal conforme a espécie.

O macho dominante tem, em geral, uma coloração mais acentuada que seus coespecíficos. No início do período reprodutivo, muitas vezes antes mesmo das primeiras descidas das fêmeas, sua coloração se acentua ainda mais. Algumas vezes, em uma notável demonstração de motivação, o macho se posiciona na meia coluna d'água, no centro do aquário, onde permanece completamente imóvel com todas nadadeiras estendidas, batendo somente as peitorais suavemente. Em algumas espécies, o macho acentua uma barra longitudinal semelhante àquela descrita para as fêmeas. Aparentemente, este é um padrão que pode sinalizar para as fêmeas uma motivação para a corte e, nestes casos, o macho seria o desencadeador do processo. No entanto, a alta agressividade com que alguns machos enfrentam as primeiras tentativas das fêmeas, significa que a sinalização dos machos não é uma regra para as espécies deste gênero e, talvez, nem mesmo o seja para aquelas espécies que a apresentam eventualmente.

### **A corte**

A atitude do macho vai gradualmente mudando de agressão violenta para agressão suave e, daí, para contatos delicados. Nas primeiras tentativas da fêmea, o macho a ameaça, persegue e morde violentamente, nesta ordem, como faz com os outros coespecíficos. Com a repetição das tentativas o macho ameaça, via elevação de nadadeiras e batida de nadadeira caudal, e a persegue mas, em certo momento deixa de mordê-la. Mais tarde deixa de perseguí-la e, depois, de ameaçá-la. A agressão vai lentamente se transformando em contatos suaves, embora a forma dos contatos, que incluem batidas suaves de nadadeira caudal e mordidas não violentas, tenha o mesmo formato do padrão de agressão. A mesma forma é utilizada para a agressão e para a corte, sendo que a diferença reside somente na intensidade. Esta coincidência de formas

em contextos tão distintos é discutida detalhadamente por Santos (neste volume) quando aborda ações multipropositais em peixes.

O estabelecimento do casal é acompanhado sempre pela defesa de um determinado território pela fêmea. A partir do momento em que o macho a aceita circulando livremente no fundo, esta fuça constantemente por todo aquário mas vai, cada vez mais, se mantendo e defendendo um determinado território que, nas espécies poligínicas, corresponde a um setor compreendido entre  $\frac{1}{2}$  (0,14m<sup>2</sup>) e  $\frac{1}{3}$  (0,09m<sup>2</sup>) da área do aquário. Em *G. rhabdotus*, uma espécie em que os machos dominantes são fortemente intolerantes com os coespecíficos e o casal é monogâmico, a fêmea reprodutiva defende praticamente todo o fundo do aquário e os coespecíficos extra-casal são muito maltratados, se mantendo constantemente na superfície durante o período reprodutivo.

Esta primeira fase é caracterizada pela formação do casal que inicia a corte com frequentes paradas frontais, pareamentos laterais e batidas de nadadeira caudal. Durante a corte os membros do casal de *G. meridionalis*, por exemplo, se posicionam lado a lado e, de forma sincrônica, batem forte a nadadeira caudal mantendo seus corpos colados. Estes padrões são denominados de “pareamento” e “batida” e foram detalhados por Santos (neste volume) na discussão de ações multipropositais. Após um período de tempo, que pode variar de poucos dias a várias semanas, os membros do casal começam a realizar a limpeza do local onde desovarão, geralmente uma pedra ou o interior do vaso cerâmico. Outros ciclídeos como *Geophagus brasiliensis* e *Crenicichla lepidota* optaram frequentemente pelo vaso, enquanto as espécies de *Gymnogeophagus* optaram pela pedra na maioria das vezes, embora em algumas oportunidades tenham utilizado a parede lateral ou posterior do aquário, o que confirma a adesividade inerente dos ovos.

#### **A desova e a fertilização**

A limpeza da superfície onde serão aderidos e fecundados os ovos é realizada repetida e exaustivamente pelos membros do casal, embora a fêmea dedique mais tempo à atividade. Esta limpeza é realizada com a boca e se assemelha muito ao ato de fuçar que, por sua vez, é a ação de abocanhar comida no fundo. Esta limpeza pode se estender por alguns dias. Algumas espécies escavam a região ao redor da pedra e limpam também suas faces laterais. Nesta fase surgem alguns movimentos que indicam a proximidade da desova. São tremores laterais com a cabeça que a fêmea e o macho

realizam principalmente quando estão limpando a pedra com o corpo fortemente inclinado. Estes tremores vão se tornando mais frequentes até o momento da desova.

Em algumas espécies é comum observar o macho empurrando suavemente a região genital da fêmea com a boca nas horas ou dias que antecedem a desova. A fêmea de *Crenicichla lepidota* altera a coloração da região ventral tornando-a fortemente avermelhada no período reprodutivo. As fêmeas territoriais da maioria das espécies de *Gymnogeophagus* tornam-se fortemente amareladas no período reprodutivo.

No momento imediatamente anterior à desova, os membros do casal tomam o cuidado de afastar e perseguir severamente os coespecíficos que são sempre mantidos na superfície e nos cantos do aquário.

Os tremores de cabeça vão aumentando de intensidade e gradualmente se fundem a um movimento ainda mais intenso que toma todo o corpo da fêmea e consta de contrações que lembram o deslocamento de uma serpente sem que, no entanto, haja de fato um deslocamento. Estas contrações parecem diretamente relacionadas à expulsão dos ovos, já que ocorrem simultaneamente e somente neste momento. A fêmea, então, troca a posição inclinada da limpeza da pedra pela posição horizontal da postura e suavemente vai deslizando sua papila genital expandida ao longo da pedra, ou do vaso, depositando fileiras de ovos que são logo a seguir firme, mas suavemente, pressionados entre a pedra e o ventre em várias passagens subsequentes da fêmea, como pode ser visto em *G. sp. C* (Fig. 1). Após a desova de um pequeno número de ovos a fêmea se afasta brevemente por alguns segundos e o macho desliza sobre os ovos diversas vezes fertilizando-os com sua papila genital também protraída (Fig. 2). Este processo se repete diversas vezes e se estende, em média, por aproximadamente 40 minutos.

Nas espécies monogâmicas, logo após o término da desova, a fêmea se posiciona sobre os ovos a, aproximadamente, dois centímetros de altura realizando deslocamentos com trajetória circular, abanando-os continuamente com as nadadeiras peitorais, enquanto o macho faz um patrulhamento na periferia da pedra. Nas espécies poligínicas, as fêmeas se dedicam à cobertura dos ovos com pedrisco que é abocanhado e depositado sobre eles até que toda a superfície da pedra e os ovos estejam cobertos, como pode ser visto na Fig. 3. O macho é empurrado e mordido pela fêmea e se afasta dela e da desova deixando com esta a responsabilidade do cuidado parental nesta primeira fase. Tanto

nas espécies monogâmicas como nas poligínicas a eclosão das larvas se inicia três a quatro dias depois.

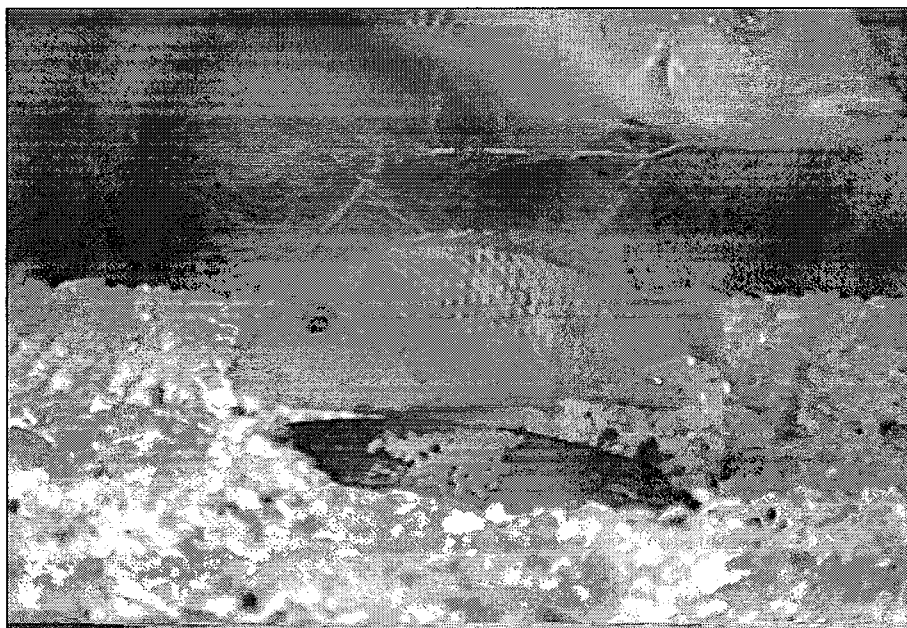


Figura 1. Fêmea de *Gymnogeophagus* sp. C desovando sobre uma pedra previamente limpa. Foto obtida a partir de digitalização da gravação em VHS.

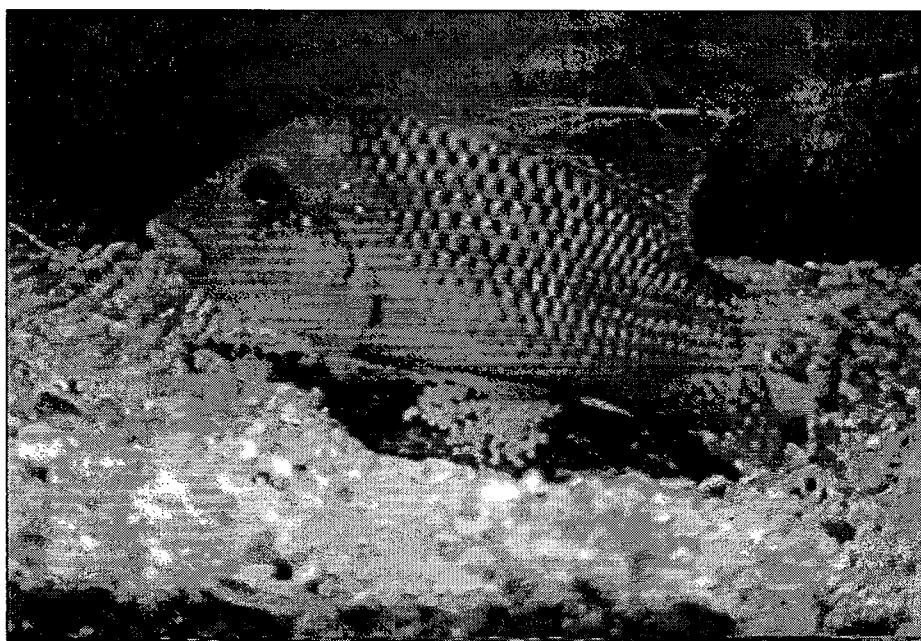


Figura 2. Macho da espécie *Gymnogeophagus* sp. C fertilizando os ovos sobre uma pedra previamente limpa. Foto obtida a partir de digitalização da gravação em VHS.



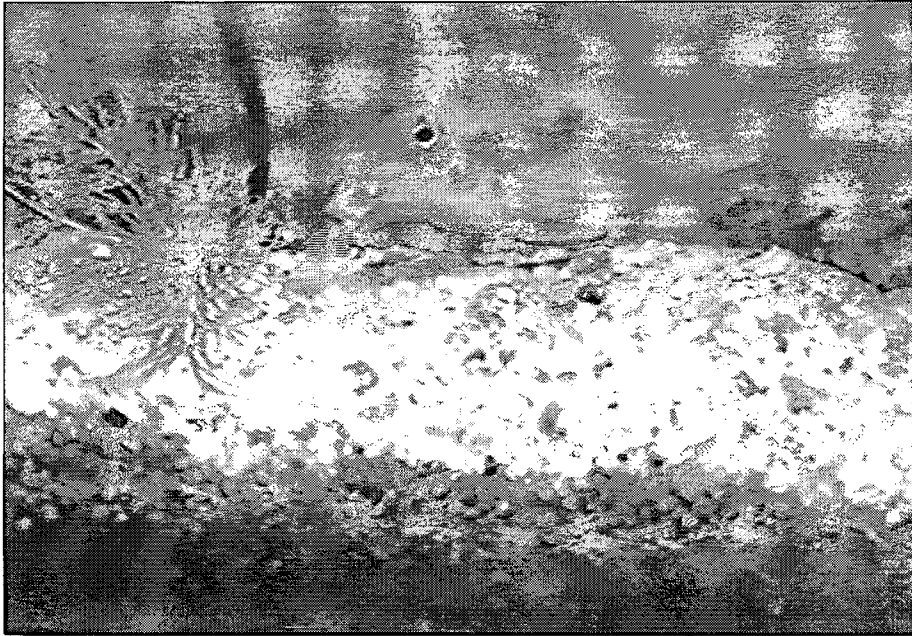


Figura 3. Fêmea da espécie *Gymnogeophagus* sp. B cobrindo com pedrisco os ovos depositados sobre uma pedra, imediatamente após a desova e fertilização dos mesmos. Foto obtida a partir de digitalização da gravação em VHS.

### O cuidado parental

As espécies monogâmicas como *G. meridionalis* e *G. rhabdotus* escavam várias covas no substrato durante os dias que antecedem a eclosão. Estas covas afuniladas tem aproximadamente 5 cm de diâmetro na borda superior e 3 cm de profundidade e recebem as larvas assim que estas eclodem. Esta transferência de larvas é feita pelos dois membros do casal que as pegam cuidadosamente com a boca e depois as depositam no fundo das covas onde permanecem por vários dias sob os cuidados do casal. Os casais de *Geophagus brasiliensis* que desovaram no vaso cerâmico, e mesmo os que o fizeram em outro local, não escavaram covas nem transportaram sua prole. Mantiveram-na no mesmo local após a eclosão e limitaram-se a patrulhar e defender o ninho. As espécies poligínicas cobrem seus ovos fertilizados com pedrisco mas sempre removem sua prole da pedra no momento da eclosão das larvas. No entanto, o processo nestas espécies é bem diferente do que ocorre nas espécies monogâmicas, já que as larvas não são transferidas para covas, mas permanecem na boca da fêmea ou do macho ou de ambos por, aproximadamente, duas semanas até que comecem a ser gradualmente liberadas no ambiente (Fig. 4).

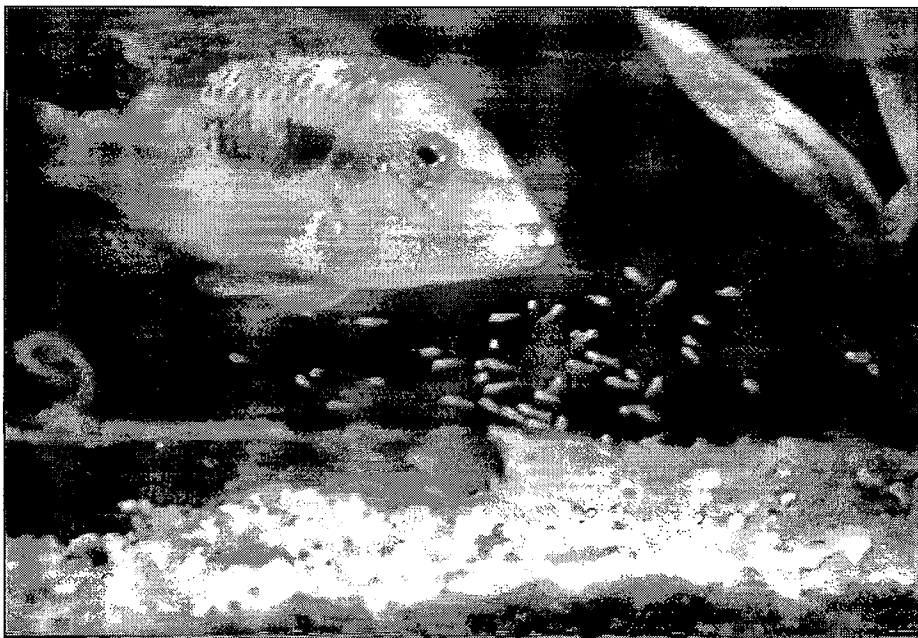


Figura 4. Macho de *Gymnogeophagus* sp C cuidando de sua prole que faz uma de suas primeiras incursões fora da boca do adulto. Foto obtida a partir de digitalização da gravação em VHS.

O adulto vai ampliando de forma gradual o tempo de exposição da prole ao ambiente externo, embora recolha-a sempre que ocorre algum distúrbio nas proximidades. Esta rotina se repete por alguns dias ao longo dos quais o raio de deslocamento da prole ao redor deste adulto, fêmea ou macho, vai se ampliando até que os mesmos deixam de ser recolhidos ao não se manterem mais agrupados ao redor deste adulto. Um padrão frequente nas primeiras incursões fora da boca do parente é o deslocamento imediato da prole agrupada para o fundo, sempre que este adulto se afasta bruscamente para perseguir coespecíficos extra-casal que se aproximam. Posteriormente, este padrão regride até o ponto em que não há mais reação coordenada dos componentes da prole que, então, passam a se comportar individualmente.

## Discussão

Fatores neurológicos, hormonais e parâmetros físico-químicos se combinam para agir como mecanismo liberador que desencadeia todo o processo reprodutivo. Embora seja um mecanismo difícil de mapear de maneira integrada, indicações indiretas confirmam sua existência. Um bom exemplo está citado em Santos (neste volume)

quando aborda a questão das pequenas fêmeas de *G. labiatus* que, na primavera, desestabilizam a hierarquia que reinou durante todo o inverno para defender ativamente um território onde reproduzirá posteriormente. Esta combinação de fatores supera o limiar restritivo que mantém relativamente estável a hierarquia de dominância. Esta hierarquia, por sua vez, evita que qualquer indivíduo, exceto o dominante, estabeleça e defenda uma área do aquário, pré-condição para que uma fêmea seja cortejada por um macho.

As espécies do gênero *Gymnogeophagus* apresentam dois tipos de comportamento reprodutivo bem distintos e embora a fase inicial que inclui corte, desova e fertilização seja muito semelhante, o cuidado parental dos ovos, larvas e filhotes é diferente. Na opinião de Cailliet, Love & Ebeling (1986), o conhecimento dos hábitos das espécies permite a um observador experiente distinguir peixes morfologicamente similares de acordo com o local onde os encontrou e conforme o que eles estão fazendo. Santos (1998) conseguiu evidenciar um padrão natatório estereotipado, denominado “caiaque” que pode contribuir com o trabalho de campo na medida que auxilia na distinção de fêmeas de *Gymnogeophagus* que estão incubando sua prole na boca. Esta distinção é feita através da observação da amplitude do ângulo que as nadadeiras peitorais alcançam durante a natação. Se a fêmea move-as perfazendo um ângulo maior do que 90 graus é muito provável que esteja incubando sua prole na boca.

O comportamento reprodutivo que inclui o cuidado parental através de incubação no substrato é caracterizado pela formação de um único casal monogâmico que se mantém unido e divide as tarefas durante todo o processo reprodutivo. O cuidado parental com os ovos é elaborado e inclui escavação de covas, transferência de larvas recém-eclodidas, inspeção frequente e patrulhamento constante. Aparentemente, há uma relação direta entre o sistema de acasalamento monogâmico e o padrão de cuidado com a prole no substrato. É notável a necessidade de dois indivíduos dividindo tarefas para cuidar de uma prole numerosa que se mantém relativamente exposta em diversas covas rasas. A respeito do número elevado de covas é provável que constitua uma estratégia para evitar a predação completa da prole em caso de um ataque, uma perda que seria inevitável caso toda a prole fosse disposta em uma única cova.

O outro tipo de comportamento se distingue já na formação do casal que se mantém unido somente até a desova e fertilização. Um macho da espécie *G. sp. C*, por exemplo, cortejou três fêmeas em curto período de tempo, sendo que duas delas cuidaram de ovos simultaneamente no aquário. A partir da fertilização somente um dos parentes continua exercendo o cuidado da prole através de um padrão elaborado que pode ser denominado incubação bucal tardia. As larvas recém-eclodidas são tomadas e guardadas na boca do progenitor, geralmente a fêmea, até que os filhotes estejam suficientemente grandes e cuidem de si próprios. Em espécies como *G. labiatus* e *G. gymnogenys*, a fêmea geralmente foi responsável pelo cuidado. Na espécie *G. sp. C* houve várias ocorrências de cuidado parental por macho, embora as fêmeas tenham cuidado em outras várias oportunidades. Este padrão parece mais eficiente na medida que não há necessidade de defesa e patrulhamento de território. Além disso, a prole pode ser transportada fácil e rapidamente para locais mais seguros. O padrão de incubação bucal é mais recente neste gênero e pode ter sido responsável pela radiação deste grupo que conta com 14 espécies, a maioria endêmica da bacia do rio da Prata, entre as quais existem seis espécies ainda não descritas.

Não houve qualquer ocorrência de variação no tipo de cuidado parental em uma mesma espécie de *Gymnogeophagus*; isto é, ou a espécie realizou somente incubação no substrato ou somente incubação bucal tardia. No entanto, esta não parece ser uma regra para a família Cichlidae, já que Cacho et al. (1999) registraram os dois tipos de cuidado, incubação no substrato e incubação bucal, em *Pterophyllum scalare*, um ciclídeo da Bacia Amazônica muito conhecido como acará bandeira. Um outro exemplo é dado por Matsumoto & Kohda (1998) que relataram a ocorrência de duas populações do ciclídeo *Neolamprologus tetracanthus* do lago Tanganyika. A população que vive no norte apresenta monogamia enquanto a do sul apresenta poliginia.

Embora à primeira vista, em *Gymnogeophagus*, esta mudança da incubação no substrato para a incubação bucal tardia pareça uma grande vantagem, há que se considerar que todo processo tem um custo. A fêmea ou o macho que guarda sua prole na boca não se alimenta por aproximadamente duas semanas e isto deve enfraquecer o progenitor deixando-o mais suscetível à predação que, quando acontece, extermina toda a prole subitamente. No entanto, é preciso considerar que no período que antecede a

desova o casal se alimenta com muita frequência e geralmente tem acesso exclusivo aos sítios preferenciais de alimento.

A análise cuidadosa das semelhanças e diferenças entre estes dois padrões leva à suposição que a incubação bucal tardia se originou a partir da incubação no substrato. A análise filogenética conduzida por Wimberger et al (1998) baseada em caracteres moleculares, bem como a de Santos & Reis (neste volume) baseada em caracteres etológicos, confirma esta hipótese. Segundo estes autores, *Gymnogeophagus* proporciona uma poderosa oportunidade para examinar hipóteses de evolução da incubação bucal. Por outro lado, os resultados de Balshine-Earn & Earn (1998), suportam a hipótese de que o cuidado biparental de incubação bucal foi o estado ancestral do cuidado uniparental por machos e por fêmeas em ciclídeos.

Sob a óptica filogenética é muito interessante a constatação de que, ao contrário de outros ciclídeos, as espécies de *Gymnogeophagus* transferem sua prole recém-eclodida para fora do substrato original da postura. As espécies do clado mais basal do gênero transferem as larvas recém-eclodidas para covas previamente escavadas no solo, enquanto as demais espécies transferem as larvas para dentro da sua cavidade bucal após a eclosão dos ovos. Assim, mapeando a distribuição dos estados de comportamento reprodutivo sobre o cladograma de Santos & Reis (Neste volume) (Fig. 5), observa-se que o cuidado biparental sem transferência de larvas recém-eclodidas é ancestral e dele derivaram os estados de cuidado biparental com posterior transferência da prole para covas e, daí, para um cuidado monoparental com incubação bucal tardia.

Os dois tipos de cuidado parental presentes em espécies tão aparentadas demonstra que o comportamento não é algo deduzível ou completamente previsível como pode parecer à primeira vista. Por outro lado, a plasticidade de formas comportamentais sugere que é preciso tomar muito cuidado ao pressupor que determinadas características sejam necessariamente expressões inflexíveis de um genótipo subjacente. Prova disto é a ocorrência de cuidado biparental em *G. sp C*, uma espécie poligínica em que, por vezes, os dois membros do casal realizam incubação bucal simultaneamente.

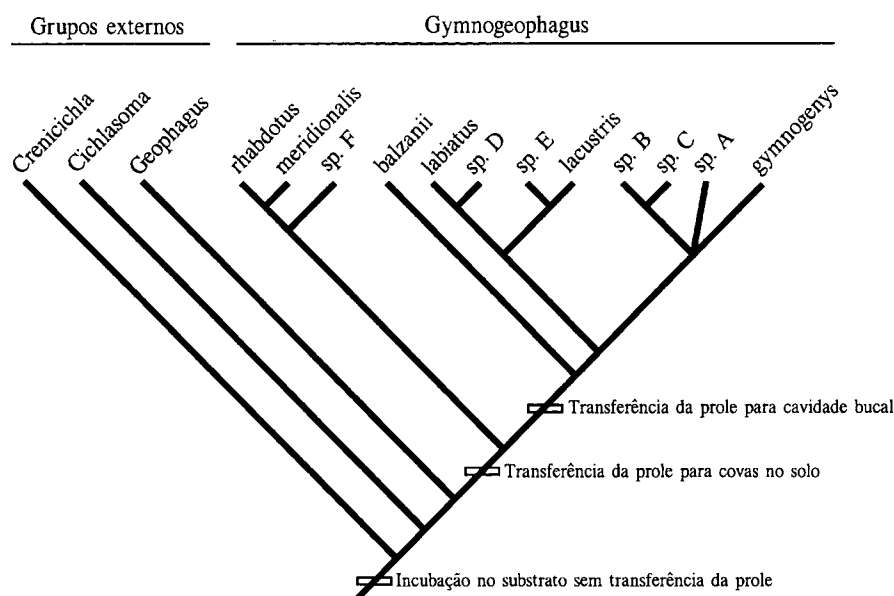


Figura 5. Distribuição dos estados do comportamento reprodutivo das espécies de *Gymnogeophagus* e de grupos externos sobre a filogenia de Santos & Reis (Neste volume).

## Referências bibliográficas

- Balshine-Earn, S. & D.J.D. Earn. (1998). On the evolutionary pathway of parental care in mouth-brooding cichlid fish. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 2217-2222.
- Cacho, M.S.R.F., Yamamoto, M.E. & Chellappa, S. (1999). Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Cuvier & Valenciennes (Osteichthyes, Cichlidae). *Revta. bras. Zool.* 16 (1), 653-664.
- Cailliet, G.M., Love, M.S. & Ebeling, A.W. (1986). *Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history*. Belmont, Wadsworth Publishing Company.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1979). *Etologia*. Barcelona. Ediciones Omega, S.A.
- Goodwin, N.B., Balshine-Earn, S. & Reynolds, J.D. (1998). Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 2265-2272.

- Keenleyside, M.H.A. (1979). Diversity and adaptation in fish behaviour. New York. Springer-Verlag.
- Kullander, S.O. (1998). Molecular phylogeny of neotropical cichlids: the relationships in Cichlasomines and heroines. Pp. 461-498. in L.R. Malabarba, Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (eds). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes, Edipucrs, Porto Alegre.
- Matsumoto, K. & Kohda, M. (1998). Inter-population variation in the mating system of a substrate-breeding cichlid in Lake Tanganyika. J. Ethol. 16, 123-127.
- Miranda Ribeiro, A. (1918). Dois gêneros e respectivas espécies novas de peixes Brasileiros determinados nas coleções do Museu Paulista. Revta. Mus. Paulista, 10, 787-791.
- Reis, R.E. & Malabarba, L.R. (1988). Revision of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). Rev. Bras. Zool. 4 (4), 259-305.
- Santos, W.L.A. (1997). Determinação de caracteres comportamentais para a análise filogenética de *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae). Dissertação de Mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- Santos, W.L.A. & Reis, R. E. (1997). Behavioral characters of *Gymnogeophagus* species (Perciformes:Cichlidae) and their phylogenetic content. In Resumos do “ninth NIA meeting” (p.92). Porto Alegre, Brasil.
- Santos, W.L.A. (1998). Análise de um padrão motor fixo não específico em *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces: Perciformes: Cichlidae). Biotemas, 11(2), 105-120.
- Santos, W.L.A. (Neste volume). Ações multipropositais em *Gymnogeophagus* (Pisces, Perciformes, Cichlidae): implicações na pesquisa etológica.
- Santos, W.L.A. & Reis, R.E. (Neste volume). Evolução de padrões comportamentais em

*Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).

Wimberger, P., Reis, R.E. & Thornton, K. (1998). Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). Pp. 509-518. in L.R. Malabarba, Reis, R.E. Vari, R.P. Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (eds) Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes, Edipucrs, Porto Alegre.



Ações multipropositais em *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae): implicações na pesquisa etológica

Walter L. A. Santos<sup>1</sup>

Abstract

Multipurpose actions in *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Perciformes, Cichlidae): implications for ethological research. The observation of 12 species of the South American cichlid genus *Gymnogeophagus* under controlled conditions provided data to test the hypothesis that the behavior is always determined by the function for which it is destined. This experiment allowed the record of seven behavioral patterns, herein termed “labiada”, “roçadura”, “tremulação”, “contorção”, “carrossel”, “batida” and “pareamento”, each one recognized as a standard, discrete, and unmistakable fixed motor pattern that came with the same form in several and different contexts. Separate contexts as combat and courtship implied in different functions being assisted by the same behavioral format. The detailed examination of each action and the related contexts supplied evidence that does not support the supposition that there is always a single objective driving a behavioral action. The obtained results lead to the proposition that the behavior is, in many contexts, determined by social interactions and for physical-chemical parameters. These results have implications in the construction of the methodology used in the ethological research, as it imposes the premise that the behavior is, in many cases, unexpected since it results of reactions to combinations of social and environmental stimuli.

Key words: Behaviour; Multipurpose; Cichlid fish.

<sup>1</sup> Departamento de Ecologia e Zoologia - CCB  
Universidade Federal de Santa Catarina  
Florianópolis - SC - Brasil - 88010-970  
walters@ccb.ufsc.br

## Introdução

Multipropositais são ações não voltadas exclusivamente para um objetivo, realizadas em diversos contextos. Quando a isto se soma um formato estável, emerge um padrão comportamental não específico para aquele sistema orgânico.

Conforme LORENZ (1995), alguns padrões motores são relativamente mais resistentes ao acionamento. Padrões motores específicos, altamente diferenciados, como os da cópula, por exemplo, são executados somente em situação de estímulo específico e voltados para a função. Além disso, são independentes de outras motivações. Estas atividades monopropósito em geral exigem estimulação hormonal e raramente são condicionáveis.

A outra extremidade de uma longa escala crescente de padrões motores acionáveis é representada pelas atividades multipropósito que são programadas de tal forma que servem a motivações muito diferentes. Na opinião de EIBL-EIBESFELDT (1979), muitos comportamentos estão a serviço de circuitos funcionais distintos como, por exemplo, os movimentos de locomoção. Um animal pode correr da mesma forma para atacar um rival ou para fugir de um predador.

Os animais, na condição de entidades biológicas, estão sujeitos às leis e às restrições naturais dos seus constituintes. A diminuição da atividade dos peixes quando submetidos às baixas temperaturas do sul do Brasil é um bom exemplo de restrição comportamental causada por uma variável física.

A hipótese de que o comportamento seja sempre determinado pela função a que se destina é tentadora e comum nos meios científicos. Nesta perspectiva teleológica, cada função equivale a um objetivo, enquanto cada ação comportamental equivale a um meio de alcançar o respectivo objetivo. No entanto, HILDEBRAND (1995) observou que muitos erros tem sido cometidos por se supor que uma certa estrutura está adaptada a um certo propósito apenas porque isso parece óbvio, ou plausível, ou porque é a única explicação provável. Também é

tentador fazer generalizações a partir de um animal em estudo para um grande grupo de animais sem dar atenção adequada à variação dentro do grupo. Por outro lado LORENZ (1995) afirmou que ao longo de toda a história evolutiva, encontram-se “erros” evolutivos e construções falhas que comprometem a idéia de otimização do uso de estruturas biológicas.

Quando falam sobre adaptação, HO & SAUNDERS (1979) argumentam que os organismos não são somente adaptados ao ambiente, no senso que existe um tipo de equilíbrio entre eles, mas eles são também adaptáveis. Adaptabilidade inclui propriedades interrelacionadas como tolerância, flexibilidade, habilidade para manter o equilíbrio existente (homeostase) e habilidade para sofrer mudanças adaptativas em maior ou menor grau em resposta às mudanças no ambiente. Estas mudanças devem ocorrer também no ambiente comportamental em resposta às variações no contexto social, isto é, a ação de um indivíduo deve interferir decisivamente na reação dos indivíduos com os quais interage.

Por outro lado, é inegável a influência dos fatores neurológicos e hormonais nas ações comportamentais. É impressionante observar que depois de passar o longo inverno do sul do Brasil sendo agredida e submetida por machos e fêmeas maiores, uma pequena fêmea do peixe *Gymnogeophagus labiatus* tenha, no início da primavera, enfrentado fêmeas e machos maiores na disputa e defesa de um território no fundo do aquário, onde, posteriormente desovou e cuidou de sua prole com eficiência (SANTOS, neste volume). Considerando que “teoricamente” seu porte e seu estado nutricional eram inferiores ao de suas concorrentes, estas pequenas fêmeas proporcionaram um exemplo claro de que o comportamento e as relações sociais não são sempre previsíveis.

O exame detalhado de padrões comportamentais e os respectivos contextos em que se apresentam podem esclarecer a consistência de ações monopropositais e multipropositais no repertório comportamental de um animal. As implicações deste exame podem interferir nas tomadas de decisão em experimentos e atividades que utilizam animais. Além disso, o registro

de ações multipropositas pode evitar a tentação das interpretações apressadas, muitas vezes sedutoras mas, ocasionalmente, incorretas.

Os peixes utilizados neste estudo são representantes do gênero *Gymnogeophagus* e constituem um grupo monofilético (REIS & MALABARBA, 1988; WIMBERGER et al, 1998; SANTOS & REIS, neste volume). Somente duas espécies pertencentes a este gênero e que ocorrem no rio Paraná, *G. setequedas* e *G. australis*, não foram analisadas pela impossibilidade de sua captura.

Este estudo apresenta ações comportamentais usadas em diversos contextos sociais e aparentemente voltadas para funções distintas embora mantenham uma forma constante. Esta forma constante em variados contextos sugere que o comportamento não é sempre determinado pela função a que se destina.

## Material e Métodos

Este trabalho foi produzido a partir do experimento conduzido durante um estudo sobre análise filogenética de *Gymnogeophagus* baseada em caracteres etológicos (SANTOS & REIS, neste volume). Foram utilizadas simultaneamente 12 espécies de *Gymnogeophagus* capturados com redes de arrasto e tarrafas em rios e lagoas do sul do Brasil.

Os exemplares estudados são procedentes dos seguintes locais: *Gymnogeophagus balzanii*, rio Uruguai, praia da Formosa, São Marcos, Uruguaiana, RS, 29°30'01"S 56°49'58"W. *Gymnogeophagus gymnogenys*: arroio do Ribeiro, Barra do Ribeiro, RS, 30°22'62"S 51°25'89"W. *Gymnogeophagus labiatus*, rio do Sinos, Praia João Fernandes, Santo Antônio da Patrulha, RS, aprox. 29°47'S 50°19'W. *Gymnogeophagus lacustris*, canal entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Osório, RS, 29°57'57"S 50°13'45"W. *Gymnogeophagus meridionalis*, arroio no Campus da PUCRS, Uruguaiana, RS, 29°50'09"S 57°06'06"W. *Gymnogeophagus rhabdotus*, açude próximo ao Pólo Petroquímico, Triunfo,

RS, aprox. 29°50'S 51°23'W. *Gymnogeophagus* sp. A, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W. *Gymnogeophagus* sp. B, rio Santa Maria, Rosário do Sul, RS, 30°15'01"S 54°54'74"W. *Gymnogeophagus* sp. C, arroio Sarandi, Quaraí, RS. 30°34'23"S 56°04'05"W. *Gymnogeophagus* sp. D, arroio Ximbocuzinho, São Luiz Gonzaga, RS, 28°27'03"S 54°57'31"W. *Gymnogeophagus* sp. E, rio Dourado, Aratiba, RS, 27°30'00"S 52°12'38"W. *Gymnogeophagus* sp. F, rio Piraizinho, Bagé, RS, 30°16'32"S 54°08'02"W.

Os peixes foram transportados para o Laboratório de Etologia da UFSC, onde grupos de seis coespecíficos foram transferidos para aquários de observação com volume de 112 litros que dispunham de fotoperíodo artificial de 11 horas diárias, filtro biológico, plantas aquáticas e um vaso cerâmico tombado. O método usado foi a observação direta durante intervalo de 30 minutos por espécie, três a quatro vezes por semana. O registro descritivo foi realizado com auxílio de um anteparo móvel opaco de tecido preto com 1,20 metros de largura por 1,80 metros de altura que continha uma abertura de 20 centímetros de largura por 6 centímetros de altura por onde o observador fez o contato visual e também algumas filmagens. Estes filmes estão depositados no Laboratório de Etologia de Peixes, Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina. Alguns exemplares de cada espécie foram fixados com solução de formol 10% e posteriormente preservados em solução de álcool 70%. Estes exemplares também se encontram no Laboratório de Etologia de Peixes.

## Resultados

Características mecânicas, cromáticas, taxias e padrões complexos foram descritos e filmados em VHS. Entre estas características foram selecionadas aquelas que exemplificam claramente algumas ações multipropositais.

Os padrões comportamentais denominados “labiada”, “roçadura”, “tremulação”, “contorção”, “carrossel”, “batida” e “pareamento”, relacionados abaixo, cada qual reconhecido como um padrão motor fixo discreto e inconfundível, se apresentaram com a mesma forma em diversos e distintos contextos. Os diferentes contextos implicam em diferentes funções sendo atendidas pelo mesmo formato comportamental.

O padrão “labiada” consta de uma protração e subsequente retração da boca e parece guardar alguma relação com o ato de morder o coespecífico já que o movimento é o mesmo, porém sem o contato físico. Tanto em agressões e combates como durante a corte a mordida é uma ação freqüente. A diferença entre a mordida realizada em um e outro contexto é a intensidade e o dano causado. Este último é exclusivamente produzido nas agressões e combates. Aparentemente a “labiada” é uma forma estilizada de mordida que é dirigida tanto para intimidar rivais como para atrair possíveis parceiros reprodutivos. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 1.

O padrão “roçadura” é freqüentemente considerado um simples movimento de conforto em que o animal roça partes do corpo infestadas por parasitas contra superfícies ásperas. Embora este seja um dos contextos confirmados, não é, de forma alguma, o único. É notável a repetição do padrão “roçadura” por machos dominantes que, aparentemente, pretendem “impressionar” fêmeas territoriais potencialmente reprodutivas. Por outro lado, o padrão é também realizado por indivíduos dominantes sempre que um outro macho se aproxima de uma fêmea territorial ou ensaia uma invasão do fundo, estrato preferencial de espécies que fuçam e utilizam o substrato para deposição de ovos. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 2.

Tabela 1. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “labiada”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Imediatamente após agressão						x	x		x		x	
Voltado para coespecífico relativamente menor									x		x	
Dominante voltado para fêmea				x				x	x			
Macho voltado para fêmea durante corte		x				x						
Macho voltado para fêmea, intercalado com tremores									x			
Macho voltado para fêmea, com boca a 5 cm dela						x			x			
Coespecíficos que se antagonizam à distância de 20cm						x						
Macho voltado para fêmea, após batida de nadadeira caudal						x			x			
Fêmea imediatamente após realizar combate boca-a-boca com giro veloz						x						
Macho imediatamente após realizar combate boca-a-boca breve						x						

O padrão “tremulação” é um pouco mais sutil do que os anteriores e recebeu esta denominação por lembrar o tremular de uma bandeira. Consta de movimentos transversais das nadadeiras em relação ao eixo do corpo e pode ser realizado por uma ou por várias delas simultaneamente. Sua apresentação também foi registrada em indivíduos hierarquicamente submissos e não exclusivamente em dominantes e territoriais. Embora na maioria das vezes tenha sido apresentado em demonstrações de superioridade hierárquica e em encontros de casais potenciais, a “tremulação” de nadadeiras parece também associada com movimentos de conforto e provável ajuste de raios e membranas além de eventual expulsão de partículas

aderidas nas nadadeiras. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 3.

Tabela 2. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “roçadura”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Ventre da fêmea na pedra e no vaso, associado com tremores da cabeça						x						
Flanco da fêmea no flanco do macho												x
Opérculo no flanco de coespecífico antagônico												x
Opérculo do macho no fundo, logo após visitar fêmea territorial	x	x							x		x	x
Opérculo do macho no fundo, voltado para fêmea		x						x				
Flanco da fêmea no fundo após se aproximar de macho		x						x	x		x	x
Ventre no fundo seguidas vezes durante troca de dominante debilitado				x								x
Ventre do dominante												x
Ventre do dominante no pedrisco após empurrar o segundo maior macho		x		x								
Ventre do dominante no vaso após se interpor entre coespecíficos antagônicos												x
Dominante imediatamente antes e/ou após perseguir vários coespecíficos simultaneamente	x	x				x						x



Tabela 3. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “tremulação”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Fêmea territorial voltada para macho dominante que roçou ventre no fundo		x										
Nadadeira peitoral de fêmea territorial quando próxima de macho		x										
Nadadeira pélvica e nadadeira anal de macho submisso na superfície								x				
Nadadeira pélvica e nadadeira anal de macho dominante associado com roçada no fundo	x											
Nadadeira dorsal e nadadeira anal de fêmea submissa		x										
Nadadeira dorsal e nadadeira caudal de fêmea submissa		x										
Maior indivíduo logo após extração do dominante debilitado												x
Fêmea territorial		x										x
Nadadeira pélvica de fêmea voltada para macho dominante		x										
Macho dominante voltado para fêmea territorial		x						x				

O padrão “contorção” é caracterizado por uma flexão do corpo que, assim, se mantém em forma de “S” rígido por alguns segundos. Algumas vezes este movimento é seguido por uma inversão do “S” e algumas vezes ainda por seguidas inversões, como se o peixe nadasse em câmera lenta, praticamente sem se deslocar. Embora haja registro de uma ocorrência em indivíduo submisso, é predominante sua apresentação por dominantes e por fêmeas territoriais, ambos indivíduos ocupantes de posições privilegiadas no contexto social. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 4.

Tabela 4. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “contorção”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Macho submisso após ter sido perseguido por dominante	x											
Simultâneo ao deslocamento		x			x							
Quando estacionário		x					x	x		x		
Fêmea na presença de machos debilitados				x								
Quando estacionário, antes de iniciar revoadas												x
Fêmea voltada para dominante	x	x										x
Fêmea e macho sucessivamente durante corte		x										
Macho próximo de fêmea durante corte	x	x							x			
Fêmea territorial no dia que antecede a desova									x			
Entre fêmeas territoriais antagônicas									x			
Macho dominante após sofrer empurrão no opérculo por fêmea territorial									x			
Macho dominante na meia coluna d’água	x											

O padrão “carrossel” é, sem dúvida, um dos movimentos que melhor caracteriza a relação entre os membros de um casal. O circundamento entre fêmea e macho é parte integrante dos movimentos de corte e, muitas vezes, se origina a partir de um “carrossel” agressivo do macho contra a fêmea. Embora no presente estudo não haja registro deste padrão em agressões, isto é fartamente documentado. BAERENDS & BAERENDS-VAN ROON (1950) chamaram este tipo de combate de “Circling” (intraterritorial fighting), descrevendo-o

em *Tilapia natalensis*. EIBL-EIBESFELDT (1979) o chamou de “natación en círculos”. SANTOS (1997) realizou registros cinematográficos dos combates de *Gymnogeophagus rhabdotus*. Mais recentemente, BRICK (2000) também abordou o padrão no combate de *Nannacara anomala*. A ausência de registro do “carrossel” em agressões no presente estudo se deve provavelmente ao artefato de técnica em que foram realizadas as análises. A motivação para combates decresce rapidamente após a instalação de um grupo em espaço restrito. Os encontros agonísticos ocorrem logo após a formação do grupo. Passadas as primeiras horas, raramente ocorrerão novos combates, pois logo se estabelece uma hierarquia relativamente estável e outros padrões como ameaça e batida de nadadeira caudal serão suficientes para intimidar eventuais oponentes ao dominante. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 5.

O padrão “batida”, citado na discussão do padrão anterior como um componente inicial do combate entre coespecíficos, é freqüentemente registrado em eventos de corte, no momento da desova e durante a fase de cuidado parental. O casal de algumas espécies realiza o padrão “batida” sempre que o membro que se afastou do ninho retorna. Quando se reaproximam, os membros do casal fazem uma suave e breve batida com a nadadeira caudal que parece relacionada com o reconhecimento individual, já que há uma exposição de perfil do indivíduo que demonstra integralmente as marcas cromáticas características do período reprodutivo. Este padrão também é constantemente realizado no início de combates onde parece informar o adversário da força e motivação de seu oponente, já que o deslocamento de água que causa é percebido pelo adversário. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 6.

Tabela 5. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “carrossel”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Macho e fêmea durante corte	x	x										
Dominante circunda fêmea com tremores de cabeça e batidas suaves com a nadadeira caudal								x				
Macho dominante circunda fêmea evitando que esta se afaste do território	x								x			
Macho extra-dominante circunda fêmea territorial ameaçando-a	x					x						
Macho dominante circunda fêmea territorial durante corte, associado com “labiada”						x						
Macho dominante circunda fêmea que veio para o fundo, associado com “labiada” e batida de nadadeira caudal						x						

O padrão “pareamento” é outro integrante constante em combates e consta de um encontro em que os indivíduos se posicionam lateralmente e estendem as nadadeiras ao máximo. É dita em paralelo quando ambos tem a cabeça voltada para o mesmo lado e em antiparalelo quando os indivíduos se posicionam com as cabeças voltadas para lados opostos. Em geral o “pareamento” é realizado imediatamente antes do padrão “batida” já discutido. Esta última pode ser realizada sem que os indivíduos estejam pareados, mas, em geral, o pareamento a antecede. A exemplo dos padrões anteriores, o “pareamento” é igualmente realizado durante agressões e durante todas as etapas do evento reprodutivo. Neste último contexto, o pareamento é realizado de forma suave e sem a elevação das nadadeiras. Este padrão pode ser realizado nos contextos e pelas espécies apresentados na Tabela 7.

Tabela 6. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “batida”.

	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Suave, durante agonismo		x									
Violenta, durante agonismo	x		x	x			x				
Suave, durante corte	x	x		x	x	x					x
Fêmea ondula em ritmo complementar às batidas suaves da nadadeira caudal do macho	x										
Casal se aproxima e ambos ondulam juntos, vigorosa mas não agressivamente	x										
Suave pelos membros do casal quando cruzam	x										
Suave por dominante contra fêmeas menores							x	x			
Suave, por dominante fechando saída do território de uma das fêmeas que coexistem								x			
Violenta, contra machos submissos, por macho dominante que incuba a prole na boca								x			

Tabela 7. Contexto social e respectivas espécies de *Gymnogeophagus* que realizam o padrão “pareamento”.

	G. rhabdotus	G. meridionalis	G. balzanii	G. labiatus	G. lacustris	G. gymnogenys	G. sp. A	G. sp. B	G. sp. C	G. sp. D	G. sp. E	G. sp. F
Antiparalelo, entre macho e fêmea, membros do casal, sem violência	x	x										
Paralelo entre macho e fêmea, associado com batida de nadadeira caudal	x					x						
Entre dois machos, breve e com fuga do menor	x					x						
Antiparalelo violento entre macho não-dominante e fêmea territorial, associado com batida da nadadeira caudal						x						
Antiparalelo suave entre macho dominante e fêmea territorial, associado com batida suave da nadadeira caudal						x						
Paralelo entre dois machos, um deles o dominante, seguido por batida da nadadeira caudal	x											
Paralelo entre duas fêmeas, uma territorial e outra que desce próximo ao macho dominante, associado com batidas da nadadeira caudal e mordidas na boca da submissa	x											

### Discussão

A análise das Tabelas 1 a 7 revela algumas regularidades. Todos os contextos considerados podem ser agrupados em dois grandes motivadores, a reprodução e a dominância. Na reprodução estão incluídos eventos como corte e cuidado parental, além da reprodução propriamente dita. Na dominância estão incluídos a formação de hierarquia e as agressões.

A grande diversidade de contextos em que cada ação se apresenta, sugere considerável plasticidade ao comportamento que adquire seu formato de acordo com o contexto social em que está inserido e conforme a sequência de interações que mantém com parâmetros físico-químicos.

Um problema metodológico muito grave tem sua origem no que LEVONTIN (1978 apud HUNTINGFORD, 1991) chamou de paradigma adaptacionista, isto é, na suposição de que tudo que um animal é ou faz é um produto adaptativo da seleção natural. Isto tem levado muitos pesquisadores do comportamento a erros grosseiros de conduta na construção de sua metodologia.

Um exemplo recente pode ser visto no livro “inteligência artificial” de BITTENCOURT (2001), no qual o autor defende a tese de que o conceito chave na computação evolutiva, tema de um dos seus capítulos, é o de adaptação que, no seu entendimento, unifica a abordagem quanto ao método de solução. Segundo ele uma população inicial de soluções evolui, ao longo das gerações que são simuladas no processo, em direção a soluções mais adaptadas, isto é, com maior valor da função de avaliação, por meio de operadores de seleção, mutação e recombinação. Neste exemplo, a premissa parcial induz a prováveis erros de metodologia que, por sua vez, poderão levar a resultados incorretos, já que não parece razoável restringir a evolução aos três parâmetros considerados pelo autor.

Baseado na premissa de que somente características herdáveis podem evoluir, muitos etologistas tem superdimensionado a importância do genótipo e ignorado o profundo e complexo efeito do ambiente no desenvolvimento do comportamento (HUNTINGFORD, 1991).

Contrariando a expectativa conservadora, uma ação comportamental como o “pareamento” pode liberar respostas tão diversas em coespecíficos como uma luta feroz ou

uma dança nupcial. Variáveis como “status” hierárquico, densidade populacional, sexo e parâmetros físico-químicos, tornam pouco previsível a resposta exata.

A constatação, por exemplo, de que doze indivíduos de *Geophagus brasiliensis* distribuídos em um volume de 85 litros geram menos danos à integridade individual do que seis indivíduos no mesmo volume (SANTOS, obs. pess.), reflete a importância do contexto social na compreensão do comportamento intraespecífico. Neste caso específico, a distribuição das agressões entre um número maior de indivíduos parece minimizar o efeito destas agressões em cada indivíduo.

Segundo LORENZ (1995), em relação a um sistema orgânico, não se pode traçar ligações simples e unidirecionais entre causas e efeitos. Os padrões expostos acima contrariam a premissa acerca da onipotência da função no comportamento e devem ser levados em consideração quando da proposição dos métodos de análise em etologia. Em comportamento animal, a diferença entre alguns padrões de corte e de combate, por exemplo, reside somente na intensidade da ação, pois sua forma é exatamente a mesma.

#### Agradecimentos

Gostaria de agradecer a Roberto E. Reis pela leitura cuidadosa e valiosas sugestões e à Kay Saalfeldt por sua inestimável contribuição para o meu interesse por Etologia.

Agradecimentos a CAPES pela bolsa de Doutorado concedida durante o ano de 2001.

#### Referências bibliográficas

Baerends, G. P. & J.M. Baerends-van Roon. 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. **Behav. suppl.** 1: 1-242.

Bittencourt, G. 2001. **Inteligência artificial**. 2<sup>a</sup>. ed. Florianópolis. Editora da UFSC. 362p.



- Brick O. 2000. **Risk assessment and contest behaviour in the cichlid fish *Nannacara anomala***. Doctoral dissertation. Department of Zoology, Stockholm University. Sweden. 54p.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. **Etologia**. Barcelona. Ediciones Omega, S.A. 643p.
- Hildebrand, M. 1995. **Análise da estrutura dos vertebrados**. Atheneu. São Paulo. 700 p.
- Huntingford, F. 1991. Introduction, p. 1-11. *In*: Chapman & Hall. (eds.). **The study of animal behaviour**. London.
- Ho, M.W. & Saunders, P.T. 1979. Beyond neo-Darwinism - An epigenetic approach to evolution. **J. Theor. Biol** **78**: 573-591.
- Lorenz, K. 1995. **Os fundamentos da etologia**. São Paulo. Editora da UNESP. 467p
- Reis, R.E. & L.R. Malabarba,. 1988. Revision of the neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). *Rev. Bras. Zool.* 4 (4): 259-305.
- Santos, W.L.A. 1997. Determinação de caracteres comportamentais para a análise filogenética de *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae). Dissertação de Mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- Santos, W.L.A. Neste volume. Comportamento reprodutivo de *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).
- Santos, W.L.A. & R.E. Reis. Neste volume. Evolução de padrões comportamentais em *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).
- Wimberger, P., R.E. Reis & K. Thornton, 1998. Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). Pp. 509-518. *In* L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena & C.A.S. Lucena (eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, Edipucrs, Porto Alegre, 603 p.

## Conclusões Gerais

A presente tese analisou o comportamento das espécies de *Gymnogeophagus* que vivem no sul do Brasil e seus resultados conduzem a algumas conclusões.

A sobreposição dos cladogramas das hipóteses morfológica (Reis & Malabarba, 1988), molecular (Wimberger et al, 1998) e etológica (Santos & Reis, Neste volume), demonstrou que há congruência parcial entre a forma, o genoma e o comportamento. A constatação de que houve um agrupamento natural de espécies que compartilham a característica de realizar cuidado parental no substrato é corroborada pelas três hipóteses. Os cladogramas sobrepostos evidenciaram, ainda, um ramo intermediário agrupando *G. labiatus* e *G. lacustris*, duas espécies encontradas na região costeira do Rio Grande do Sul. Outra constatação extraída da análise filogenética é a confirmação do status derivado da espécie *G. gymnogenys* que ocupa um clado terminal com algumas espécies novas nas duas hipóteses recentes. Por sua vez, a análise da reprodução mostrou aspectos filogenéticos novos como a constatação de que *Geophagus brasiliensis*, um dos grupos-externos usados na filogenia, realiza cuidado parental no substrato e mantém as larvas recém-eclodidas no mesmo local da desova. As espécies monogâmicas *G. rhabdotus* e *G. meridionalis* também realizam cuidado parental no substrato mas transferem sua prole recém-eclodida para covas anteriormente escavadas. Por sua vez, as espécies poligâmicas também realizam cuidado parental no substrato inicialmente mas, no momento da eclosão, transferem sua prole para a boca onde a mantém por aproximadamente duas semanas. Esta série de transformação corrobora a proposição da hipótese molecular de que a incubação no substrato precedeu o surgimento da incubação bucal tardia e que esta evoluiu apenas uma vez no gênero *Gymnogeophagus*. A constatação de que atividades como combate e corte são realizadas por padrões comportamentais idênticos realizados em diferentes intensidades demonstrou que o comportamento não é sempre determinado pela função a que se destina e, muitas vezes, depende do contexto social em que está inserido e de parâmetros físico-químicos.

Reis, R. E. & L. R. Malabarba, 1988. Revision of neotropical cichlid genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). Rev. Bras. Zool., 4: 259-305.

Santos, W. L. A. & R. E. Reis. Neste volume. Evolução de padrões comportamentais em *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro, 1918 (Pisces, Perciformes, Cichlidae).

Wimberger, P., R. E. Reis & K. Thornton, 1998. Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). Pp. 509-518. In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. S. Lucena (eds) Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Edipucrs, Porto Alegre, 603p.